ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie

géologie

minéralogie

4e SÉRIE T. 14 1992, N° 2

Avril-Juin 1992

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : L. Ginsburg.
Rédacteur : P. Dupérier.
Comité de rédaction : H. Lelièvre, E. L. Perseil, F. Poplin, J. M. Rouchy, S. Sen (Univ. PARIS VI), P. Tassy.
Comité scientifique : C. Babin (Lyon), Chang Mee Man (Pékin, Chine), J. Dercourt (Paris), C. Devillers (Paris), M. Durang-Delga (Toulouse), J. H. Franzen (Frankfurt-am-main, Allemagne), Z. Kielan-Jaworowska (Oslo, Danemark), J. P. Laveine (Lille), M. Novacek (New York, USA), G. Nelson (New York, USA), C. Patterson (Londres, Angleterre), J. L. Sanz (Madrid, Espagne), H. P. Schultz (Lawrence, USA), P. Taquet (Paris).

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :
— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-36-41.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-37-01. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1992 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1 600 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 920 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 430 F.
Section C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 430 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **14**, 1992, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

R.-P. Carriol. — Balanoidea du Néogène de Vendée (France) 141

Balanoidea from the Neogene of Vendée (France).

A. Nel. — Révision de la Libellule fossile miocène *Lithogomphus munsbergianus* Beier, 1952 (Odonata, Gomphoidea) 157

Revision of the fossil miocene Dragonfly Lithogomphus munsbergianus *Beier, 1952 (Odonata, Gomphoidea).*

B. Lange-Badré et C. Mathis. — Données nouvelles sur les Créodontes Proviverrinés des zones MP 16 et MP 17 des Phosphorites du Quercy 161

New data on the Proviverrinae (Creodonta) from Phosphorites of Quercy MP 16 and MP 17 (France).

C. Estravís et D. E. Russell. — *Paschatherium marianae*, un nouveau Condylarthra de Silveirinha, Éocène inférieur du Portugal 185

Paschatherium marianae, *a new Condylarthra from Silveirinha, Early Eocene of Portugal.*

M. Baudry. — Les Tillodontes (Mammalia) de l'Éocène inférieur de France 205

The Tillodonts (Mammalia) from French Early Eocene.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **14**, 1992,
section C, n° 2 : 141-155.

Balanoidea du Néogène de Vendée (France)

par René-Pierre CARRIOL

Résumé. — Étude systématique des Cirripèdes du Néogène de Vendée faisant apparaître l'existence de six taxons dont *Balanus perforatus longistriatus* nov. subsp. et *Megabalanus dollfusi* dont les tergums sont décrits pour la première fois. Révision de leurs répartitions stratigraphique et paléogéographique, qui sont confirmées pour *Megabalanus dollfusi* (Néogène du nord-ouest de la France) et étendues pour *Concavus* (*Concavus*) *sendaicus*, qui, jusque-là, n'était connu que du Miocène du Japon. La présence de bons indicateurs paléoécologiques, comme *Concavus* (*Concavus*) *concavus concavus*, permet de conclure que la faune de Cirripèdes vendéens vivait en milieu franchement marin de type méditerranéen.

Mots-clés. — Crustacea, Cirripedia, Balanoidea, Taxonomie, Paléogéographie, Néogène, Domaine atlantique, Vendée (France).

Abstract. — Taxonomic study of Neogene Cirripeds from Vendée (Atlantic coast of France) shows the existence of six taxa of which *Balanus perforatus longistriatus* nov. subsp. and *Megabalanus dollfusi* of which the terga are described for the first time. Revision of their stratigraphic and paleogeographic distribution which is confirmed for *Megabalanus dollfusi* (Neogene of the North-West of France) and extended for *Concavus* (*Concavus*) *sendaicus* which was known, until now, only in the Miocene of Japan. The presence of suitable paleoecological indicators, like *Concavus* (*Concavus*) *concavus concavus*, permits the conclusion that the fauna of Vendée lived in real, mediterranean-like, sea water.

Key-words. — Crustacea, Cirripedia, Balanoidea, Taxonomy, Paleogeography, Neogene, Atlantic Realm, Vendée (France).

R.-P. CARRIOL, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, F-75005 Paris.*

INTRODUCTION

Jusqu'à cette étude, un seul fragment de Balanoidea (Crustacea, Cirripedia) en provenance du Néogène de Vendée (ouest de la France) avait été décrit. Il s'agit d'un des scutums sur lesquels DE ALESSANDRI (1906) a fondé l'espèce *Megabalanus dollfusi*. Pour ma part (PAREYN *et al.*, 1983), j'ai confirmé, à la suite d'une observation préliminaire, la présence de cette espèce en Vendée. Les nombreux spécimens recueillis par J. M. VIAUD ainsi que par A. LAURIAT-RAGE dans de nouveaux gisements m'ont permis d'identifier cinq autres taxons et de compléter la description de *M. dollfusi*. Les récoltes du nouveau matériel, objet de cette étude, ont été effectuées dans le Miocène de l'Ogerie, du Pré et des Couts (commune de Challans), dans le Pliocène (Redonien) du Moulin des Gâcheries (commune de Commequiers), des Sablières (commune de Challans), de Falleron et de Palluau (Puits Martineau et Total). Les spécimens des six premières localités (collection VIAUD) sont conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Nantes (numéros précédés des lettres MHNN.A.F.) et ceux de la

septième (collection LAURIAT-RAGE) au Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Paléontologie, Paris. La répartition des taxons suivant les localités et la position géographique de ces dernières sont données respectivement par le tableau (tabl. I) et la carte (fig. 1).

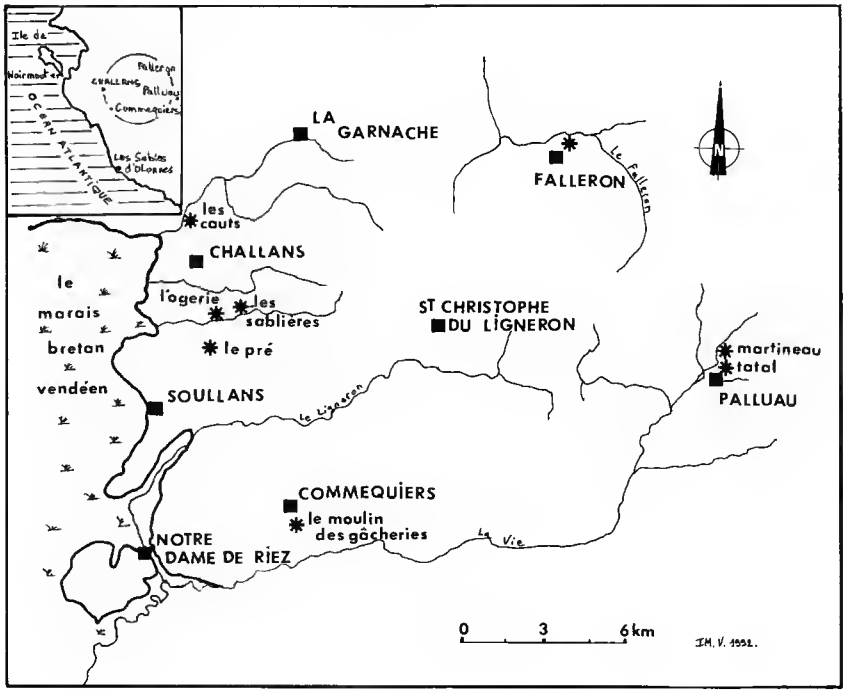


FIG. 1. — Localisation des gisements étudiés (réalisation J.-M. VIAUD).

TABLEAU I. — Répartition des taxons. **1** : l'Ogerie; **2** : le Pré; **3** : les Couts; **4** : le Moulin des Gâcheries; **5** : les Sablières; **6** : Falleron; **7** : Palluau.

	MIOCÈNE			PLIOCÈNE			
Actinobalanus sp.			3		5	6	7
Concavus (*Concavus*) *concavus concavus*	1	2	3	4	5	6	7
Concavus (*Concavus*) *sendaicus*			3	4	5		
Balanus spongicola			3	4			7
Balanus perforatus longistriatus	1		3				
Megabalanus dollfusi	1		3	4	5	6	7

SYSTÉMATIQUE

Sous-classe CIRRIPEDIA Burmeister, 1834

Super-ordre THORACICA Darwin, 1854
Ordre SESSILIA Lamark, 1818
Sous-ordre BALANOMORPHA Pilsbry, 1916

Super-famille BALANOIDEA (Leach, 1817)
Famille ARCHAEOBALANIDAE Newman et Ross, 1976
Sous-famille ARCHAEOBALANINAE Newman et Ross, 1976

Genre **ACTINOBALANUS** Moroni, 1967

Actinobalanus sp.
(Pl. I, 3-5)

MATÉRIEL. — Quelques plaques capitulaires désarticulées auxquelles restent parfois accrochés des fragments de base. Les pièces operculaires sont inconnues.

DESCRIPTION

Les parois, extérieurement fortement plissées, sont monolamellaires. Les rayons ne sont pas canaliculés ; ils sont étroits et leur sommet est très oblique par rapport à la base ; leur bord sutural est lisse. Les ailes sont larges, avec un bord sutural lisse. La gaine occupe le tiers supérieur des plaques ; elle présente des stries d'accroissement. Depuis la gaine jusqu'au bord basal des plaques apparaissent de nombreux septes longitudinaux. Ces septes sont dépourvus de dents secondaires. La base calcaire est parcourue par des canaux rayonnants.

REMARQUE

Dans le genre *Actinobalanus*, ZULLO & PERREAULT (1989) ne retiennent, fort justement, que cinq espèces : *A. bisulcatus* (Darwin, 1854) [*A. bisulcatus* = *A. bisulcatus plicatus*], *A. dolosus* (Darwin, 1854), *A. actinomorphus* (Moroni, 1952), *A. collinsi* Zullo & Perreault, 1989 et *A. floridanus* Zullo & Perreault, 1989. Parmi ces cinq espèces, une seule, *A. dolosus*, en plus des importants caractères discriminants de ses valves operculaires, possède un caractère de reconnaissance relatif à la muraille. *A. dolosus* présente, en effet, des striations sur le bord sutural de ses rayons, car ceux-ci sont parapariétaux plutôt que dispariétaux (ZULLO & PERREAULT, 1989). En revanche la différenciation entre les autres taxons est entièrement fondée sur les caractères morphologiques des valves operculaires. Pour cette raison ZULLO & PERREAULT (1989) proposent de ne pas tenir compte des déterminations d'*Actinobalanus* qui, en l'absence de valves operculaires, ne reposent que sur des tests ou des fragments de tests. Ils proposent de ne pas tenir compte non plus des *Actinobalanus* cités dans des listes sans que leur

existence soit prouvée par une description ou une illustration. Ainsi ils sortent d'*A. bisulcatus* les exemplaires rattachés à cette espèce par De Alessandri (1906 : 286, pl. 9 fig. 30; 1922 : 221), par Withers (1953 : 58 et 62) et Davadie (1963 : 75 en partie). Il faudrait ajouter à cette liste Moroni (1967 en partie), Newman & Ross (1976 en partie) et Carriol (1982*b* en partie) qui, comme Davadie (1963), Withers (1953) et De Alessandri (1922), se font l'écho des données antérieures. Les données les plus anciennes contestées par Zullo & Perreault (1989) sont celles de De Alessandri (1906). Je suis d'accord avec eux pour émettre un doute sur la détermination du matériel de la collection Cossmann [Bartonien de Marines (Val-d'Oise) et de Le Ruel (Val-d'Oise), Stampien de Pierrefitte (Seine-Saint-Denis). Miocène moyen de Pontlevoy (Loir-et-Cher)] et d'une partie de celui de la collection Dollfus [Oligocène de la Bonneville (Manche)] qui ne comprennent pas de pièces operculaires. En revanche pour les spécimens du Pliocène de Gourbesville (collection Dollfus), De Alessandri décrit des scutums typiques de l'espèce *A. bisulcatus*. Dans la collection Bellerade, De Alessandri note la présence de scutums « avec sillons caractéristiques de l'espèce » et donne une illustration de l'un d'entre eux (pl. 9 fig. 30), provenant du Burdigalien de Cestas (Gironde). L'illustration permet d'attribuer sans ambiguïté ce scutum à l'espèce *A. bisulcatus*. Il n'y a donc aucun doute, *A. bisulcatus* a une extension stratigraphique allant du Miocène inférieur au Pliocène et *A. collinsi* comme *A. floridanus* ne sont pas les seuls *Actinobalanus* du Miocène inférieur.

Il faut également noter la présence d'*A. bisulcatus* dans le Burdigalien du sud-est de la France (Bassin de Faucon). Cette affirmation s'appuie sur l'examen des spécimens figurés par Prieur & Philippe (1984 : pl. 2 fig. 9, 11-15), attribués, à tort, à l'espèce *Balanus stellaris* (Brocchi, 1814).

Pour les *Actinobalanus* de Vendée, étudiés ici, la discussion qui précède permet de comprendre pourquoi, en l'absence de valves operculaires, aucune attribution spécifique n'a pu être réalisée. Tout au plus est-il possible de préciser qu'il ne s'agit pas de représentants de l'espèce *A. dolosus*.

Répartition

Le genre *Actinobalanus* est présent dans le Miocène moyen et le Pliocène de Vendée. Il est connu en Europe de l'Ouest, depuis le Miocène inférieur jusqu'au Pléistocène moyen, et en Amérique du Nord (Floride) au Miocène inférieur (Zullo & Perreault, 1989).

Famille Balanidae Leach, 1817
Sous-famille Balaninae Leach, 1817

Genre **CONCAVUS** Newman, 1982
Sous-genre **Concavus** Newman, 1982

Concavus (Concavus) concavus concavus (Bronn, 1831)
(Pl. I, 6-7)

Synonymie

Balanus (*Balanus*) *concavus*; Prieur & Philippe, 1984 : 64, pl. 1 fig. 1-4.
Balanus concavus; Carriol, 1982*b* : 12-13.
Balanus concavus concavus; Newman & Ross, 1976 : 61 (importante liste de synonymie); Yamaguchi, 1982 : 280 et suivantes.

Concavus (*Concavus*) *concavus*; NEWMAN, 1982 : 28, fig. 1c; MENESINI, 1984 : 296-297.
Concavus concavus concavus; MENESINI & CASELLA, 1988 : 241-244, pl. 1 fig. 4-5, pl. 3 fig. 2.
Concavus (*Concavus*) *concavus concavus*; ZULLO, 1984 : 1326.

MATÉRIEL. — Plusieurs dizaines de tests entiers et de pièces capitulaires isolées, d'une centaine de scutums, et de quelques fragments de tergums.

DESCRIPTION

Le test de forme conique est de couleur variable (blanc, crème, rose, rouge pourpre, gris). Les parois sont, généralement, lisses mais peuvent présenter des côtes longitudinales; elles sont percées par des canaux longitudinaux transversalement septés. L'orifice operculaire est assez petit et de forme rhomboïdale. Les rayons étroits ont leur sommet oblique par rapport à la base. La base est munie de canaux rayonnants.

Le scutum, relativement long, montre un apex pointu. Extérieurement, le scutum est plat ou faiblement concave; il présente des bourrelets d'accroissement recoupés par des profonds sillons longitudinaux. Intérieurement, le scutum possède un sillon articulaire peu profond, une arête articulaire et une arête du muscle adducteur peu proéminentes, qui sont nettement distinctes l'une de l'autre. La cavité du muscle adducteur, large et peu profonde, est mal délimitée dans sa partie postérieure. La cavité du muscle dépresseur latéral est arrondie et d'autant plus profonde que la valve est de grande taille.

Seuls quelques petits fragments de tergums ont été trouvés et malgré leur mauvais état de conservation il est possible d'observer quelques-uns de leurs caractères. La face externe montre le sillon longitudinal très étroitement ouvert et des stries longitudinales recoupant les bourrelets d'accroissement. La face interne présente une arête articulaire peu proéminente et des crêtes du muscle dépresseur peu marquées.

RÉPARTITION

La sous-espèce *C.* (*C.*) *concavus concavus* est présente dans le Miocène moyen et le Pliocène de Vendée. Elle est probablement originaire du Bassin Pannonien à l'Oligocène (MENESINI, 1984). Durant l'Oligocène supérieur, *C.* (*C.*) *concavus concavus* se répand dans le Bassin méditerranéen, puis, de là, au Miocène inférieur, dans l'Atlantique Est et dans le bassin formé par la mer Caspienne et la mer d'Aral. *C.* (*C.*) *concavus concavus* est également signalée sur la côte est des USA au Miocène supérieur et sur celle du Venezuela au Pliocène. Cette espèce s'est éteinte au cours du Pléistocène inférieur.

Concavus (Concavus) sendaicus (Hatai, Masuda & Noda, 1976)
(Pl. I, 1-2)

SYNONYMIE

Balanus concavus; YAMAGUCHI, 1974 : 218, pl. 67 fig. 9-10.
Balanus rostratus; HATAI, MASUDA & NODA, 1976 : 14, pl. 2 fig. 1-2, 13-17 et 19-21.
Balanus sendaicus; HATAI, MASUDA & NODA, 1976 : 13, pl. 2 fig. 1, 9, 10, 14-17, 19 et 20; YAMAGUCHI, 1982 : 277-295, 5 pl.

MATÉRIEL. — Il se compose de huit scutums.

DESCRIPTION

Les scutums sont épais, extérieurement concaves et montrent un angle baso-scutal coupé obliquement. La face externe porte des bourrelets d'accroissement proéminents et crénelés, entrecoupés d'arêtes longitudinales, assez proéminentes. La face interne est lisse; l'arête articulaire, moyennement proéminente, mesure plus de la moitié de la longueur du bord tergal; le sillon articulaire est étroit et peu profond; l'arête du muscle adducteur est peu visible; les cavités des muscles, adducteur et latéral, sont larges et profondes; le bord basal est parfois faiblement crénelé.

REMARQUE

Les scutums des *C.* (*C.*) *sendaicus* de Vendée se distinguent bien de ceux des *C.* (*C.*) *concavus concavus*. Les scutums de *C.* (*C.*) *sendaicus* sont plus épais, toujours très concaves extérieurement; l'apex est plus arrondi; l'ornementation de la face externe est plus accusée, les bourrelets d'accroissement sont crénelés; face interne, l'arête du muscle adducteur est peu visible. Je n'ai reconnu aucun tergum, ni aucune plaque capitulaire attribuable à *C.* (*C.*) *sendaicus*. YAMAGUCHI (1982) note que *C.* (*C.*) *sendaicus* et *C.* (*C.*) *concavus concavus* sont voisines morphologiquement. Il indique que les deux espèces ont en commun des parois, en général lisses extérieurement, traversées par des canaux longitudinaux transversalement septés, et des rayons dont le sommet est oblique par rapport à la base. En revanche, la taille des rayons diffère entre les deux espèces; ils sont larges chez *C.* (*C.*) *sendaicus*, étroits chez *C.* (*C.*) *concavus concavus*.

RÉPARTITION

L'espèce *C.* (*C.*) *sendaicus*, seule représentante du genre *Concavus* dans le Pacifique Ouest, n'était connue, jusqu'ici, que du Miocène du Japon. Il est désormais établi qu'elle vivait également en Europe, non seulement dans le domaine atlantique (Miocène et Pliocène de Vendée), mais aussi dans le domaine méditerranéen [Pliocène d'Aguilas (Espagne) et de Saint-Gilles du Gard (France)] (CARRIOL : résultats non publiés).

Genre **BALANUS** Da Costa, 1778

Balanus spongicola Brown, 1844
(Pl. II, 1-2)

SYNONYMIE

Balanus spongicola; NEWMAN & ROSS, 1976 : 66 (importante liste de synonymie); RELINI, 1980 : 73, pl. 10 fig. 1-2; CARRIOL, 1982*b* : 14; MENESINI, 1984 : 298-299; MENESINI & CASELLA, 1988 : 250-251, pl. 1 fig. 8, pl. 7 fig. 2-3.

MATÉRIEL. — Quatre scutums (ou fragments de scutums) et un fragment de tergum.

DESCRIPTION

Les scutums, face externe, sont faiblement concaves et présentent de proéminents bourrelets d'accroissement coupés par des sillons rayonnants depuis l'apex qui est pointu. Face interne, l'arête articulaire, peu proéminente, mesure environ six dixièmes de la longueur du bord tergal. L'empreinte du muscle adducteur est large, moyennement profonde et mal délimitée côté occluseur. L'arête du muscle adducteur, faiblement proéminente, borde le côté tergal de cette empreinte, puis se sépare en deux branches; l'une, courte, longe la moitié du bord basal de l'empreinte du muscle adducteur; l'autre descend tout droit vers le bord basal de la valve, en formant le bord occluseur de la cavité du muscle dépresseur latéral. Cette cavité du muscle dépresseur, allongée et profonde, se situe dans le prolongement d'un sillon, très caractéristique de l'espèce (STUBBINGS, 1963), qui s'étend, depuis l'apex, entre l'arête articulaire et celle du muscle adducteur.

RÉPARTITION

L'espèce *B. spongicola* est apparue en Méditerranée à l'Oligocène (MENESINI, 1984). Elle s'est répandue dans l'Atlantique, au Miocène inférieur, et elle est présente en Vendée, au Miocène moyen comme au Pliocène. Au Miocène moyen, elle avait été signalée avec certitude à Manthelan-Bossée (DAVADIE, 1963) et avec doute à Mirebeau (Vienne) et Picauville (Manche) (DE ALESSANDRI, 1906). Au Pliocène elle est connue à Gourbesville (Manche) (DE ALESSANDRI, 1906). De nos jours elle se rencontre en Méditerranée méridionale et dans le sud-ouest de l'Angleterre jusqu'à l'extrémité sud de l'Afrique, comme dans l'océan Indien (MENESINI, 1984). RELINI (1980) la signale également au Brésil et au Venezuela.

Balanus perforatus longistriatus nov. subsp.
(Pl. II, 3-4)

DIAGNOSE. — Scutum, extérieurement, avec trois sillons longitudinaux.

DERIVATIO NOMINIS. — Morphologique : relatif aux sillons longitudinaux des scutums.

LOCUS TYPICUS. — L'Ogerie, commune de Challans, Vendée, France.

POSITION STRATIGRAPHIQUE. — Miocène.

MATÉRIEL. — Holotype : MHNN.A.F.44, scutum droit, Miocène de l'Ogerie (commune de Challans); paratype : MHNN.A.F.49, scutum droit, Miocène des Couts (commune de Challans). Matériel rapporté : un fragment de scutum gauche, Miocène des Couts (commune de Challans).

DONNÉES BIOMÉTRIQUES. — Holotype : bord articulaire 11,2 mm; arête articulaire 8,2 mm; bord occluseur 15,5 mm; paratype : bord occluseur 14,1 mm.

DESCRIPTION

Le scutum est peu large, mais assez allongé. Sa face externe est très faiblement concave; elle présente des bourrelets d'accroissement peu marqués que coupent trois sillons longitudi-

naux peu profonds, rayonnant depuis l'apex. Deux sillons sont situés dans le milieu de la valve, le troisième est tout proche du bord tergal. Sur sa face interne, le sillon articulaire est peu profond et l'arête articulaire se termine par une courte pointe. L'arête du muscle adducteur est proéminente; elle va de l'apex au bord basal en s'incurvant; elle est séparée de l'arête articulaire par un sillon qui s'élargit en descendant de l'apex. Ce sillon atteint sa largeur maximale dans sa partie terminale, c'est-à-dire entre l'extrémité postérieure de l'arête articulaire et le bord basal; il est alors bordé, d'un côté, par l'arête du muscle adducteur, et de l'autre, par le bord tergal relevé. La cavité du muscle dépresseur latéral est située à l'extrémité basale élargie de ce sillon; elle est large et assez peu profonde, avec des limites bien marquées; son côté occluseur est bordé par une courte arête peu saillante. Tergums, muraille et base sont inconnus.

Rapports et différences

Avant la découverte de *Balanus perforatus longistriatus*, l'espèce *Balanus perforatus* compte quatre sous-espèces. Il s'agit de *B. p. perforatus* Bruguière, 1789 [dans le champ de variabilité de laquelle sont entrées successivement *B. p. angustus* (Menesini, 1976), *B. p. cranchii* (Carriol, 1982*a*) et *B. p. chordatus* (Menesini et Casella, 1988)]; de *B. p. fistulosus* (Poli, 1791); de *B. p. mirabilis* Darwin, 1854 et de *B. p. altavillensis* Seguenza, 1876. De ces quatre sous-espèces seuls les scutums de la sous-espèce nominative ont fait l'objet d'une description. Ces scutums ne diffèrent de ceux de *B. p. longistriatus* que par l'absence de sillons longitudinaux sur leur face externe.

Sous-famille Megabalaninae Newman, 1979

Genre **MEGABALANUS** Hoek, 1913

Megabalanus dollfusi (De Alessandri, 1906)
(Pl. II, 5-11)

Synonymie

Balanus dollfusi; De Alessandri, 1906 : 275, pl. 9 fig. 19-21; De Alessandri, 1907 : 196, fig. 8; Lecointre, 1910 : 137, pl. 10 fig. 7-10.
Megabalanus dollfusi; Newman & Ross, 1976 : 68; Carriol, 1982*b* : 17; Pareyn *et al.*, 1983 : 399.

Matériel. — Deux tests entiers, six fragments de tests, quelques dizaines de scutums et deux tergums. Les deux tergums ont été retrouvés dans le gisement des Couts (commune de Challans) en compagnie de trente-cinq scutums et de cinq tests (ou fragments de tests). Aucune de ces pièces n'était en connexion, mais, selon toute vraisemblance, elles appartiennent à la même espèce.

Description

Il s'agit de la première redescription de *M. dollfusi* depuis sa création, une redescription qui prend en compte l'ensemble des pièces minéralisées et en particulier les tergums, jusque-là

inconnus. Le test blanc crème est globulo-conique. Le large orifice operculaire est trigonal. Les parois présentent, extérieurement, des côtes longitudinales qui peuvent être totalement estompées; ces parois sont percées par des canaux longitudinaux à large section. Les rayons sont larges; leur sommet est parallèle à la base; ils présentent une alternance de canaux de faible diamètre et de septes pourvus de denticules sur leur face inférieure comme sur leur face supérieure. La gaine, souvent de couleur violette, est striée. La base possède des canaux rayonnants.

Les scutums peuvent atteindre de grandes dimensions (le bord occluseur du plus grand d'entre eux a 38 mm de long); ils sont pliés suivant une ligne allant de l'apex au milieu du bord basal. Chaque scutum est donc constitué d'une partie tergale et d'une partie occlusale formant un angle d'environ 120°. Extérieurement, la valve montre des bourrelets d'accroissement plus proéminents dans la partie occlusale et qui sont, uniquement dans cette partie, traversés par de fines stries rayonnant depuis l'apex. Intérieurement, entre l'apex et l'empreinte du muscle adducteur, la valve est ornée par quelques crêtes. L'arête articulaire mesure plus des trois quarts de la longueur du bord tergal; elle est droite et développée. Le sillon articulaire est assez large et profond. L'arête du muscle adducteur est d'autant plus proéminente que la valve est grande; elle est séparée de l'arête articulaire par un sillon dans le prolongement duquel s'étire la profonde cavité du muscle dépresseur latéral. L'empreinte du muscle adducteur forme une cavité arrondie, moyennement profonde.

Le tergum est pointu, mais dépourvu de bec. Face externe, les bourrelets de croissance sont peu proéminents; le sillon longitudinal est fermé sauf au niveau de l'éperon. L'éperon, de longueur moyenne, a son extrémité coupée en biais (ainsi, son côté scutal descend plus bas que son côté carénal); il est pratiquement en contact avec le bord scutal, qui est plié longitudinalement, et la partie scutale du bord basal est donc inexistante. Le bord scutal est rectiligne. L'arête articulaire est faible et le sillon articulaire peu profond. Les crêtes du muscle dépresseur sont bien marquées.

Répartition

L'existence de *M. dollfusi* est reconnue dans le nord-ouest de la France au Miocène moyen à Caillaud (Vendée) et Picauville (Manche) par De Alessandri (1906) et à Mirebeau (Vienne) par Lecointre (1910). Elle l'est également au Pliocène à Pigeon-Blanc (Loire-Atlantique) et Saint-Georges-de-Bohon (Manche) par De Alessandri (1906). Je l'ai signalée (Carriol, 1982*b*) dans le Pliocène de Beugnon (Maine-et-Loire), un gisement placé suivant les auteurs dans le Pliocène inférieur (Lauriat-Rage, 1981), le Messinien (Cavelier et coll., 1980) ou le Tortonien (Cavelier, 1989). La redécouverte de *M. dollfusi* dans le Miocène moyen et le Pliocène de Vendée confirme la présence de cette espèce dans le nord-ouest de la France. Dans la mesure de nos connaissances, *M. dollfusi* semble endémique de cette région.

Conclusion

Si l'on considère les espèces de Balanoidea de la faune du Néogène de Vendée, on constate qu'elles viennent toutes de la Méditerranée à l'exception de *Megabalanus dollfusi* qui semble endémique du nord-ouest de la France. Ainsi *Concavus* (*Concavus*) *concavus*, *Balanus*

perforatus et *Balanus spongicola* ont suivi un même modèle de dispersion : colonisation de la Méditerranée à l'Oligocène, puis passage dans l'Atlantique au Miocène inférieur. Pour *Concavus* (*Concavus*) *sendaicus*, il s'agit de la première découverte de ce taxon hors du Japon et postérieurement au Miocène. Sa présence dans l'Atlantique au Néogène élargit considérablement son aire de répartition et indique des relations entre le domaine atlantique européen et l'est de l'Asie via la Téthys. Ces indications laissent envisager pour la Vendée de l'époque un climat tempéré chaud de type méditerranéen. En outre, il devait s'agir d'un milieu franchement marin puisque n'apparaît aucune espèce affectionnant les eaux dessalées et que *Concavus* (*Concavus*) *concavus*, qui est de loin l'espèce la plus abondamment représentée, est réputée pour sa capacité à vivre dans tous les milieux infralittoraux (MENESINI & CASELLA, 1988) à condition que la salinité y soit normale.

Remerciements

Je remercie vivement J. M. VIAUD pour le prêt du matériel d'étude, ainsi que A. LAURIAT-RAGE (Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) qui, en plus, a accepté de relire le manuscrit et m'a fait profiter de ses conseils. Je remercie également F. PILARD (Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) pour la réalisation technique des planches.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CARRIOL, R.-P., 1982*a*. — Cirripèdes operculés. 1. *Balanus perforatus* Bruguière, 1789 (Balanomorpha). Morphologie, structure et problèmes taxonomiques. *Bull. Inf. géol. Bass. Paris*, Mém. H.S., **3** (1) : 1-95, 14 pl.

— 1982*b*. — Cirripèdes operculés. 2. Le point sur les Balanoidea du Bassin de Paris. *Bull. Inf. géol. Bass. Paris*, Mém. H.S., **3** (2) : 1-29.

CAVELIER, C., 1989. — Le Bassin Parisien au Néogène. Progrès récents. 114e Congr. nat. Soc. sav., Paris, 1989, Géol. Bassin Parisien : 41-54.

CAVELIER, C., en collaboration avec G. KUNTZ, J. P. LAUTRIDOU, J. MANIVIT, C. PAREYN, L. RASPLUS & J. TOURENQ, 1980. — Miocène et Pliocène. *In* : C. MEGNIEN, Synthèse géologique du Bassin de Paris, Stratigraphie et Paléogéographie. *Mém. Bur. Rech. géol. min.*, **1** : 101 : 415-436.

DAVADIE, C., 1963. — Étude des Balanes d'Europe et d'Afrique. Systématique et structure des Balanes d'Europe et d'Afrique. C.N.R.S. (éd.), Paris, 146 p., 55 pl., 57 fig.

DE ALESSANDRI, G., 1906 [1907]. — Osservationi sopra alcuni Cirripedia fossili della Francia. *Atti. Soc. ital. Sci. nat.*, **45** : 251-291, 1 pl.

— 1922. — Cirrhipèdes du Miocène de l'Aquitaine. *Act. Soc. linn. Bordeaux*, **74** (2) : 203-230, 1 pl.

HATAI, K., K. MASUDA & H. NODA, 1976. — Marine fossile from the Moniwa Formation distributed along the Natori River, Sendai, Northeast Honshu, Japan. Part 5. Some balanomorphs from the Moniwa Formation. *Saito Ho-on Kai Mus. Res. Bull.*, **44** : 9-21.

LAURIAT-RAGE, A., 1981. — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. *Mém. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, n.s., sér. C, Sci. Terre, **45** : 173 p., 8 fig., 18 pl., 1 tab.

LECOINTRE, P., 1910. — Cirrhipèdes fossiles des Faluns. *Feuille jeunes Nat.*, 4e sér., **477** : 137-140, 1 pl.

MENESINI, E., 1984. — Distribution of some mediterranean species of Balanomorpha (Cirripedia : Thoracica) from the Tertiary to the Actual. *Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem.*, ser. A, **91** : 291-303.

MENESINI, E., & C. CASELLA, 1988. — Balanidi pliocenici della provincia di Almeria (Andalusia orientale, Spagna). Studio sistematico. *Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem.*, ser. A, **95** : 231-269, 7 pl., 2 fig.

MORONI, M. A., 1967. — Classificazione sottogenerica ed affinità di *Balanus actinomorphus* Moroni, 1952. *Riv. ital. Paleont.*, **73** (3) : 919-928.

NEWMAN, W. A., 1982. — A review of extant taxa of the « Group of *Balanus concavus* » (Cirripedia : Thoracica) and a proposal for genus-group ranks. *Crustaceana*, **43** (1) : 25-36, 2 pl.

NEWMAN, A. W., & A. ROSS, 1976. — Revision of the balanomorph barnacles; including a catalog of the species. *Mem. San Diego Soc. nat. Hist.*, **9** : 1-108, 17 fig.

PAREYN, C., P. BRÉBION, E. BUGE, R.-P. CARRIOL, A. LAURIAT-RAGE, Y. LE CALVEZ & J. ROMAN, 1983. — Le gisement pliocène de Criequeville-en-Bessin (Calvados). Étude géologique et paléontologique. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., **5**, section C, (4) : 367-405.

PRIEUR, A., & M. PHILIPPE, 1984. — Crustacés Cirripèdes. *In* : La faune du faciès « Marnes bleues », Burdigalien du Bassin de Faucon-Mollans-Malaucène (sud-est de la France). *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, **22** : 64-68.

RELINI, G., 1980. — Cirripedi Toracici. C.N.R. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque lagunari e costiere italiane. *AQ/1/91*, **2** : 116 p., 22 pl.

WITHERS, T. H., 1953. — Catalogue of fossil Cirripedia in the Department of Geology. III, Tertiary. London, British Museum (Natural History) : 396 p.

YAMAGUCHI, T., 1982. — Japanese Miocene Cirriped *Balanus sendaicus* : a comparison with tethyan *Balanus concavus* group. *Trans. Proc. paleont. Soc. Japan*, n.s., **125** : 277-295, 5 pl.

ZULLO, V. A., 1984. — New genera and species of balanoid barnacles from the Oligocene and Miocene of North Carolina. *J. Paleont.*, **58** (5) : 1312-1338, 7 pl.

ZULLO V. A., & R. T. PERREAULT, 1989. — Review of *Actinobalanus* Moroni (Cirripedia : Archaeobalanidae), with the description of new Miocene species from Florida and Belgium. *Tulane Stud. Geol. Paleont.*, **22** (1) : 1-12, 4 pl.

PLANCHE I

1-2. — *Concavus (Concavus) sendaicus* : 1, MHNN.A.F.36, scutum face interne; 2, MHNN.A.F.37, scutum face externe.
3-5. — *Actinobalanus* sp. : 3, MNHN.A.F.38, rostre face interne; 4, MHNN.A.F.39, rostre face externe; 5, MHNN.A.F.40, carène face interne porteuse d'un fragment de base.
6-7. — *Concavus* (*Concavus*) *concavus concavus* : 6, MHNN.A.F.41, scutum face interne; 7, MHNN.A.F.42, scutum face externe.

Observation et prise de vue au M.E.B. : C. WEBER-CHANCOGNE, Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

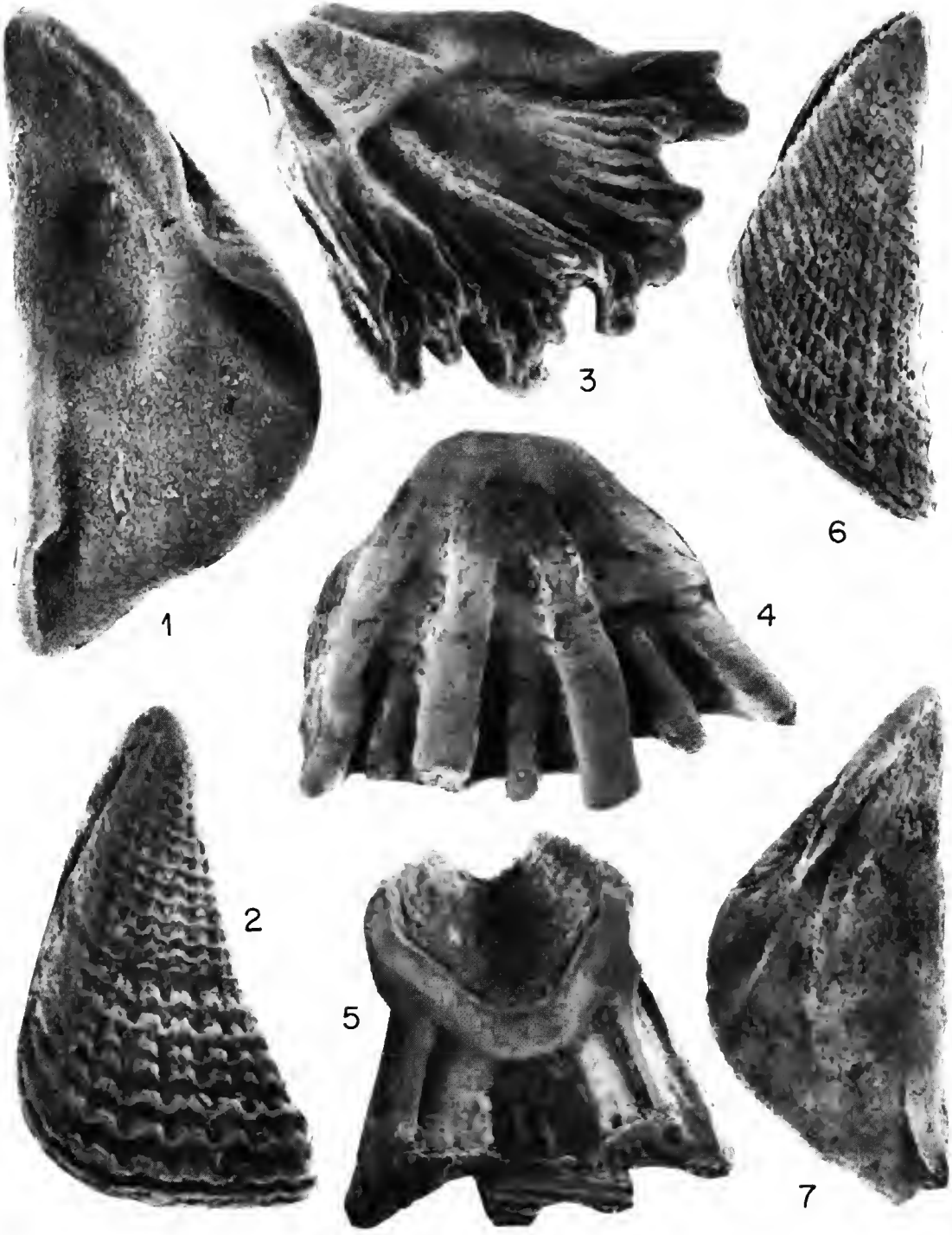


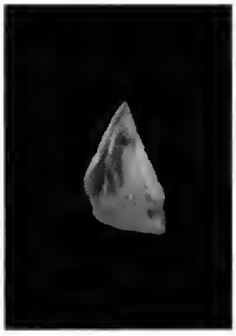
PLANCHE I

PLANCHE II

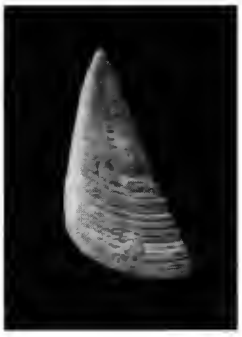
1-2. — *Balanus spongicola* : 1, MHNN.A.F.43, scutum face externe; 2, le même face interne.
3-4. — *Balanus perforatus longistriatus* : 3, MHNN.A.F.44, holotype, scutum face externe; 4, le même face interne.
5-11. — *Megabalanus dollfusi* : 5, MHNN.A.F.45, scutum face externe; 6, MHNN.A.F.46, test; 7, MHNN.A.F.45, scutum face interne; 8, MHNN.A.F.47, tergum face externe; 9, le même face interne; 10, MHNN.A.F.48, fragment de tergum face externe; 11, le même face interne.

Photographie de L. MERLETTE, Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

1



2

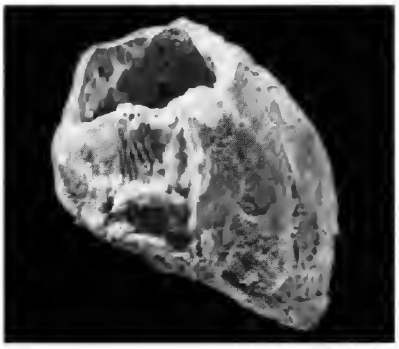


3

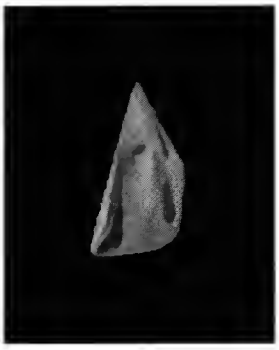
4

1 cm

5



6



7

1 cm

8

9

10

11

1 cm

PLANCHE II

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **14**, 1992,
section C, n° 2 : 157-160.

Révision de la Libellule fossile miocène *Lithogomphus munsbergianus* Beier, 1952 (Odonata, Gomphoidea)

par André Nel

Résumé. — Nous redécrivons *Lithogomphus munsbergianus* Beier, 1952 fossile du Miocène d'Autriche qui ne peut être considéré que comme un Odonata Gomphidae *incertae sedis* nov. stat.

Abstract. — We redescribe *Lithogomphus munsbergianus* Beier, 1952 from the Miocene of Austria. That fossil Dragonfly must be considered as a Odonata Gomphidae *incertae sedis* nov. stat.

Mots-clefs. — Odonata, Gomphidae, *Lithogomphus munsbergianus* Beier, 1952 (= Odonata Gomphidae *incertae sedis* nov. stat.), fossile, Miocène, Autriche.

A. Nel, *8, avenue Gassion, 13600 La Ciotat, France.*

Beier (1952 : 129-130, fig. 1) avait décrit et figuré une curieuse aile fossile du Miocène de Leoben (Autriche) sous le nom de *Lithogomphus munsbergianus*. Sa nervuration, telle que la restitue Beier, apparaissait tout à fait extraordinaire pour un Gomphidae ou même un Anisoptera, en particulier dans la région du triangle discoïdal et de la base de l'aile. Ce fossile posait donc un problème quant à ses rapports réels avec les Gomphidae. Or, il n'avait jamais été révisé, exception faite d'une mention de Ponomarenko & Schultz (1988 : 26 et 30) dans leur liste des Insectes fossiles conservés dans les collections du Muséum de Vienne. Ces auteurs se contentent de le signaler.

Grâce à l'obligeance du Dr O. Schultz, responsable des Collections de Paléontologie du Naturhistorischen Museum in Wien, qui a bien voulu nous communiquer ce fossile, nous pouvons réaliser cette révision.

Nous utiliserons la nomenclature de la nervuration de Riek & Kukalova-Peck (1984).

LITHOGOMPHUS Beier, 1952
[= Odonata Gomphidae *incertae sedis* nov. stat.]

Lithogomphus munsbergianus Beier, 1952
[= Odonata Gomphidae *incertae sedis* nov. stat.]

Holotype : Spécimen 1889/n° 98, empreinte et contre-empreinte, collection du Naturhistorischen Museum in Wien, Geologisch-Paläontologischen Abteilung.

Age et gisement : Miocène, Carpatien-Badénien inférieur, « Münzenberg bei Leoben », Steiermark, Autriche.

Présentation : Empreinte et contre-empreinte d'une aile postérieure dont le champ cubito-anal est très détérioré. L'aile est conservée à la surface d'une fine lamine noire charbonneuse, ce qui rend son étude très malaisée. De plus, la plupart des nervures transverses ne sont pas conservées. En fait, seules les nervures longitudinales principales sont visibles mais seulement dans leurs parties proximales. Aucune trace de coloration n'est conservée. L'aile devait néanmoins être hyaline.

Description (fig. 1)

La nomenclature employée pour la nervuration est celle de Riek & Kukalova-Peck (1984).

Nous pouvons constater que l'interprétation de la nervuration de ce fossile faite par Beier est totalement erronée. Cet auteur a en effet interprété des petites brisures de la roche comme des nervures transverses et la forme de son triangle discoïdal est fausse. En fait, ce qui est conservé de la nervuration de ce fossile correspond à celle d'un Gomphidae « normal ».

Longueur de l'aile : 35 mm, largeur : 10 à 11 mm, largeur au niveau du nodus : 9 mm, distance de la base au nodus : 15 mm, du nodus à l'apex : 20 mm. Le pterostigma est assez bien conservé. Il est grand, long de 5,2 mm et large de 1 mm. Il est probablement embrassé proximalement mais la nervure transverse qui l'embrasse est très mal conservée. Le bord costal n'est pas particulièrement courbé ni épaissi le long du pterostigma (fig. 1b). Il est impossible de

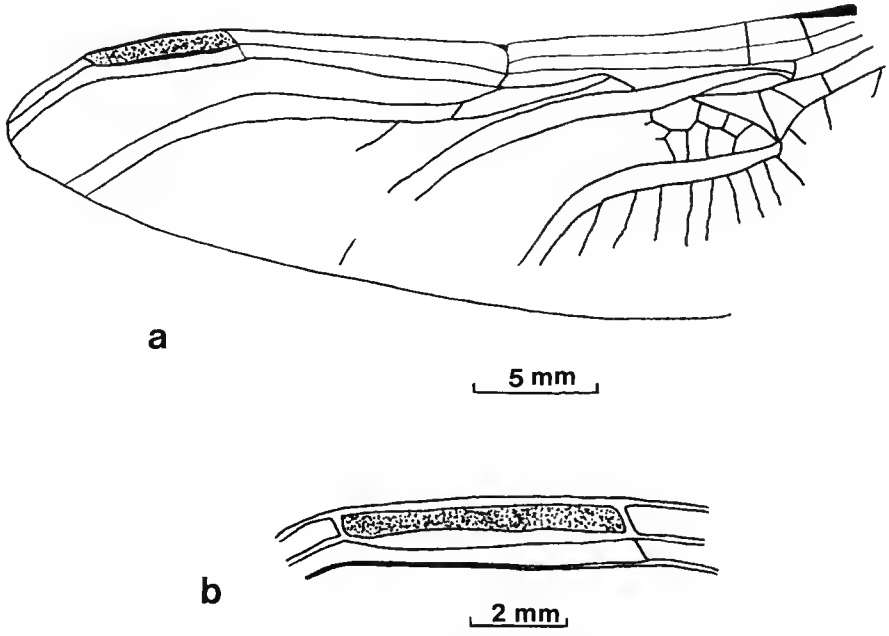


Fig. 1. — *Lithogomphus munsbergianus* Beier, 1952 [= Odonata Gomphidae *incertae sedis* nov. stat.], spécimen 1889/n° 98 : a, schéma de l'aile postérieure; b, schéma du pterostigma.

déterminer combien de cellules couvrent le pterostigma (probablement entre quatre et six ?). Triangle discoïdal libre, allongé, long de 3,2 mm et large de 1,9 mm. Son angle ventral apparaît très aigu mais cette région étant mal conservée, ce caractère est peu fiable. Hypertriangle et espaces médian et sous-médian libres. L'espace sous-médian contient néanmoins une forte nervure transverse qui définit nettement un espace sous-discoïdal d'une cellule. Les secteurs de l'arculus (RP et MA) sont nettement séparés à leur base (écart de 0,1 mm). RP est déformée dans son parcours par la fossilisation, ce qui fait que cette nervure semble refusionner avec RA distalement. RP est aussi déformée au niveau de la naissance de IR2 et fait un coude anormal certainement dû à la fossilisation. Les nervures MA et RP3-4 sont parallèles entre elles dans leurs parties conservées mais ces nervures ne sont plus visibles près du bord ventral de l'aile. Il en va de même pour MP et CuA. Il est donc impossible de savoir si ces deux nervures s'écartent ou non l'une de l'autre près du bord ventral de l'aile. Il est impossible de déterminer s'il existe une boucle anale ouverte ou fermée ventralement car tout le champ cubito-anal est très détérioré. Seules les bases des branches de la CuA sont encore visibles. L'espace postdiscoïdal est étroit et ne contient que deux à trois rangs de cellules après le triangle discoïdal. Il est très mal conservé distalement. Il est impossible de déterminer s'il existe ou non des nervures Msp1, Rsp1 et IR1. Tous les champs entre RP3-4 et RP2 et entre RP2 et RP1 sont inutilisables. Les postnodales ne sont pas conservées. Seules les deux anténodales principales sont (faiblement) visibles.

Discussion

Cette aile ressemble à celle d'un Gomphidae. Quelques caractères peuvent permettre de la rapprocher de ce groupe : secteurs de l'arculus séparés à leur base (symplésiomorphie des Gomphidae), présence d'un espace sous-discoïdal d'une cellule (apomorphie présente chez les Gomphidae mais aussi chez les Petaluridae et les Cordulegastridae, entre autres), nervure CuA ressemblant à celle des Gomphidae, Petaluridae, Cordulegastridae et Aeshnidae, pterostigma long mais plutôt large, ne ressemblant pas à celui d'un Petaluridae, taille plutôt petite. Ces caractères malgré tout ne sont pas décisifs pour une attribution irréfutable aux Gomphidae. Nous pouvons néanmoins la ranger dans ce groupe en tenant compte de son âge relativement récent et de sa ressemblance avec celle d'un *Gomphus* actuel (si ce fossile avait été récolté dans des couches d'âge Crétacé inférieur, par exemple, il aurait été impossible de l'attribuer sans réserves aux Gomphidae). De plus, elle n'a conservé pratiquement aucun caractère qui permettrait de la rapprocher d'une sous-famille ou d'un genre précis de Gomphidae (pterostigma, champ cubito-anal, boucle anale, Msp1, Rsp1, anténodales, IR1, nervures transverses entre RP et RA en avant du nodus..., Carle, 1986 ; Belle, 1979 ; Selys Longchamps, 1857 ;...). Le rapprochement avec *Progomphus* Selys, 1854 proposé par Beier (1952) n'est pas mieux justifiable qu'un rapprochement avec *Aphylla* Selys, 1854, *Hagenius* Selys, 1854 ou encore *Dromogomphus* Selys, 1854.

En conclusion, *Lithogomphus munsbergianus* Beier, 1952 ne peut être que tout au plus considéré comme un Odonata Gomphidae *incertae sedis* nov. stat.

Lithogomphus munsbergianus Beier, 1952 est un exemple supplémentaire de ce que l'on obtient en voulant nommer à tout prix des fossiles inutilisables : créer des taxa dont la position est incertaine et encombrer la littérature scientifique.

Remerciements

Nous remercions encore une fois le Dr Ortwin SCHULTZ sans lequel cette mise au point n'aurait pu avoir lieu.

OUVRAGES CONSULTÉS

BEIER, M., 1952. — Miozäne und oligozäne Insekten aus Österreich und den unmittelbar angrenzenden Gebieten. *Sitz-Ber. Österr. Akad. Wiss.*, math.-naturwiss. Kl., Wien, (I), **161** (2-3) : 129-134.

BELLE, J., 1979. — An attempt at the subfamily classification of the Gomphidae, based on some new interpretations of the wing venation. *Odonatologica,* **8** (1) : 43-46.

CARLE, F. I., 1986. — The classification, phylogeny and biogeography of the Gomphidae (Anisoptera). I. Classification. *Odonatologica,* **15** (3) : 275-326.

PONOMARENKO, A. G., & O. SCHULTZ, 1988. — Typen der Geologisch-Paläontologischen Abteilung : Fossile Insekten. *Kar. Wiss. Samml. Naturhist. Mus. Wien.,* **6** (1) : 1-40.

RIEK, E. F., & J. KUKALOVA-PECK, 1984. — A new interpretation of dagronfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta, Odonatoidea) and basic characters states in pterygote wings. *Can. J. Zool.,* **62** : 150-1166.

SELYS LONGCHAMPS, E. de, 1857. — Monographie des Gomphines. *Mém. Soc. Roy. Sci. Liège,* **11** : 1-460.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **14**, 1992,
section C, n° 2 : 161-184.

Données nouvelles sur les Créodontes Proviverrinés des zones MP 16 et MP 17 des Phosphorites du Quercy

par Brigitte LANGE-BADRÉ et Christian MATHIS

Résumé. — Cinq gisements des Phosphorites du Quercy, s'échelonnant entre le Bartonien supérieur et le Ludien inférieur, ont livré des restes de petits Créodontes Proviverrinés parmi lesquels *Cynohyaenodon cayluxi* et *Paracynohyaenodon schlosseri*, ce dernier étant pour la première fois localisé dans sa région d'origine. Le nouveau matériel a aussi permis d'élucider le statut taxonomique de *Prototomus*? *minor* et *P.*? *bulbosus*, espèces qui doivent être rapportées au genre *Allopterodon* et sont apparentées à l'espèce *A. torvidus* d'Egerkingen γ (Suisse). L'extension biostratigraphique des différentes localités permet d'envisager les variations de taille de *Cynohyaenodon cayluxi* et *Allopterodon minor* pendant environ 2 millions d'années.

Mots-clés. — Créodontes, Hyaenodontidés, Proviverrinés, Évolution, Bartonien, Ludien, Phosphorites du Quercy.

Abstract. — Small creodont teeth and mandibles recently have been picked up in some Quercy Bartonian and Ludian localities. *Cynohyaenodon cayluxi* and the uncommon species, *Paracynohyaenodon schlosseri* are identified. The upper teeth of *P. schlosseri* are documented in the type area for the first time. The new material reported to *Prototomus*? *minor* and *P.*? *bulbosus* enlightens the taxonomic place of these two species which are referred to the genus *Allopterodon* aud related to *A. torvidus* from Egerkingen γ (Switzerland). The biostratigraphic range of the different sites suggests that *Cynohyaenodon cayluxi* and *Alleptorodon minor* recorded low size variations for 2 My.

Key-words. Creodonta, Hyaenodontidae, Proviverrinae, Evolution, Bartonian, Ludian, Quercy.

B. LANGE-BADRÉ, *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Université Paris VI, Case 106, 4, place Jussieu, 75005 Paris.*
C. MATHIS, *9, parc de la Paule, Echenoz-la-Méline, 70000 Vesoul.*

INTRODUCTION

La pratique généralisée des lavages-tamisages dans les gisements des Phosphorites du Quercy exploités au cours des deux dernières décennies permet de pallier peu à peu les principaux handicaps — matériel rare, mal localisé, et mal daté — inhérents à cet ensemble de sites. Grâce à l'augmentation sensible du nombre de spécimens rapportés à chaque taxon, la détermination spécifique et les études biométriques vont de pair dans un contexte stratigraphique bien défini.

Les Créodontes faisant l'objet du présent travail proviennent de cinq localités : **Le Bretou**, en passe de devenir un « classique » avec la monographie de HOFFSTETTER *et al.* (1988), mais déjà cité par MARTIN (1906), **Lavergne**, **Les Clapiès**, **La Bouffie** et **Perrière** dont les associations fauniques sont connues déjà en partie (CROCHET *et al.*, 1981 ; RÉMY *et al.*, 1987).

Les deux premières appartiennent à la MP 16, les trois autres à la MP 17. Ces deux niveaux-repères sont utilisés dans le sens qui leur a été donné après discussion des groupes de travail ayant participé à l'élaboration de l'échelle biostratigraphique du Paléogène, lors du Symposium international de Mayence, en 1987 (*Munchner. Geowiss. Abh.*, 1987, A, 10 : 18-19 et 26-29). La contribution apportée ici concerne plus particulièrement la variation intraspécifique, l'évolution des différentes populations et les relations avec le matériel anciennement décrit, dont les holotypes, conservé dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) et du Naturhistorisches Museum de Bâle (Suisse).

Tous les spécimens provenant de ces différents sites font partie de collections privées et ils sont désignés sous le nom de code de leur inventeur à l'exception de celle de D. VIDALENC déposée au Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).

Genre **PARACYNOHYAENODON** Martin, 1906

Paracynohyaenodon schlosseri Martin, 1906
(Fig. 1-10; tabl. I)

SYNONYMIE

Paracynohyaenodon cf. schlosseri in MATHIS, 1985 : 310.
Cynohyaenodon magnus Crochet, 1988 : 57.

MATÉRIEL. — **Le Bretou** : Collection VIDALENC : P_2 (Qu 17352), (Qu 17354) cassés, (Qu 17353); M_2 (Qu 17358); P^2 (Qu 17351); P^3 (Qu 17355); P^4 (Qu 17356); M^2 partie linguale (Qu 17350). Collection LAMAUD : P_1 (Bre 1097); P_3 (Bre 1095, Bre 1099); P_4 (Bre 1095, Bre 1096); M_3 (Bre 2011); I^3 (Bre 1098); P^3 (Bre 2010); DP^3 (Bre 2012). Collection MATHIS : C inf. (LBT 622); P_1 (LBT 630); P_2 (LBT 624 cassée, LBT 625); P_3 (LBT 623, LBT 628); M_2 (LBT 629, LBT 271 cassée); M_3 (LBT 265); C sup. (LBT 626); P^3 (LBT 621); P^4 (LBT 620 cassée, LBT 266); M^2 (LBT 268); DP^4 (LBT 267); fragment de mandibule avec les racines de M_{2-3} (LBT 1340). — **Les Clapiès** : Collection MATHIS : M_1 (CLP 1).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE. — Phosphorites du Quercy : Le Bretou et Les Clapiès. Robiac. Bartonien supérieur (MP 16 et 17).

DESCRIPTION

Cet ensemble de dents isolées, bien conservées, à l'émail rugueux répond bien à la description que CROCHET (1988 : 58-59) a donné du matériel qu'il attribue à une espèce nouvelle de *Cynohyaenodon, C. magnus*. Il est donc possible de compléter les observations de cet auteur.

La canine supérieure est peu incurvée. La racine est très longue, dépassant d'un tiers environ la hauteur de la couronne. Deux carènes marquent le passage de la face linguale aux faces mésiale et labiale.

P^2 (Qu 17351) est plus haute que longue. Le cingulum haut et large fait le tour de la

couronne. Atténué sur la face labiale, il est particulièrement développé dans la moitié disto-linguale où il est surmonté d'une petite cuspide basse et arrondie, en arrière de la cuspide principale (fig. 1).

P^3 (LBT 621, Bre 2010, Qu 17355) est d'environ un quart plus longue que haute. La racine distale est très large et parcourue par un sillon, vestige d'un stade à racine linguale indépendante. Il y correspond un élargissement lingual de la base de la couronne. Comme sur P^2, une petite cuspide, de taille variable selon les spécimens, est portée par le cingulum en arrière de la cuspide principale (fig. 2).

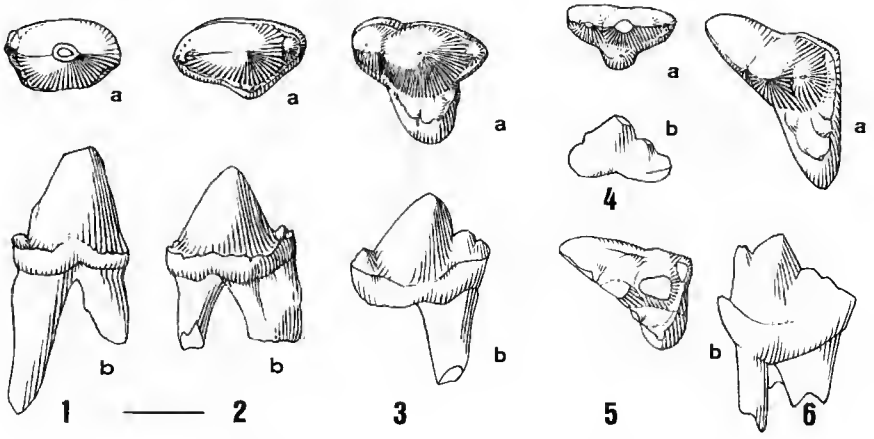


FIG. 1-6. — *Paracynohyaenodon schlosseri* Martin, 1906. Le Bretou. 1, P^2 droite (Qu 17351), vues occlusales (a) et linguale (b); 2, P^3 gauche (Qu 17355), vues occlusale (a) et linguale (b); 3, P^4 droite (LBT 266), vues occlusale (a) et vestibulaire (b); 4, dP^3 droite (Bre 2012), vues occlusale (a) et vestibulaire (b); 5, dP^4 droite (LBT 267), vue occlusale; 6, M^2 droite (LBT 268), vues occlusale (a) et vestibulaire (b). Échelle = 5 mm.

P^4 (LBT 620 et 266, Qu 17356) possède un lobe lingual subquadrangulaire, étroit, en contrebas de la cuspide vestibulaire. Il est formé essentiellement d'un protocône massif, conique, dont le sommet déporté mésialement par rapport à celui du paracône est relié à la base de ce dernier par une petite crête. Deux petites cuspides arrondies, de part et d'autre du protocône, contribuent à donner un aspect massif à l'expansion linguale (fig. 3).

DP^3 (Bre 2012) est une dent longue, au parastyle peu individualisé et présentant une proéminence linguale, triangulaire, basse et étroite. La crête distale porte deux renflements successifs mais elle est dépourvue de sillon carnassier (fig. 4).

DP^4 (LBT 267), malgré une usure forte, correspond à la description de CROCHET (1989). Le parastyle forme une petite pointe indépendante du paracône, à la rencontre des cingulums mésial et labial. La base du paracône est forte et bien distincte de celle du métacône. La partie linguale est longue et étroite; seule la base du protocône est conservée, indiquant une cuspide épaisse. A proximité du métacône, la postprotocrista est épaissie (fig. 5).

M^2 (LBT 268) est remarquable par la très forte réduction du paracône vertical, étroitement accolé au métacône; seul son sommet est indépendant. Le parastyle est très petit et l'angle antéro-mésial tronqué est arrondi. La base du métacône, dont les parois sont fortement

bombées, forme une proéminence sur la face vestibulaire. Le métastyle, à peine plus long que le pseudamphicône, n'est pas aligné sur le métacône : toute sa base fait saillie sur la face vestibulaire; la fente carnassière est courte et se prolonge par un sillon jusqu'à la base de la couronne. La face linguale du protocône est étroite et inclinée de 50° sur l'horizontale. Le sommet du protocône est piquant. Les deux bords du lobe lingual sont inégalement hauts, le distal étant plus bas et plus lisse que le mésial. A proximité de la base du pseudamphicône, des granulations allongées occupent l'emplacement des conules (fig. 6).

P_1 (LBT 630, Bre 1097) est biradiculée, fortement asymétrique, avec le bord mésial court et le distal long. Le cingulum lingual, large et épais, se relève à chaque extrémité pour former un petit relief basal, l'antérieur étant plus développé que le postérieur. Sur la face labiale, la base de la couronne est très bombée mais le cingulum n'est pas visible.

P_2 (Qu 17352) montre le même développement inégal du cingulum que P_1 (fig. 7). Quant aux reliefs accessoires basilaires, ici c'est le distal qui l'emporte sur l'antérieur. Ils vont se renforcer sur P_3 (LBT 623, 628 et Bre 1095, 1099) et sur P_4 (Bre 1096), où il se forme un véritable talonide court, portant une cuspide unique, épaisse et peu haute que contourne le cingulum.

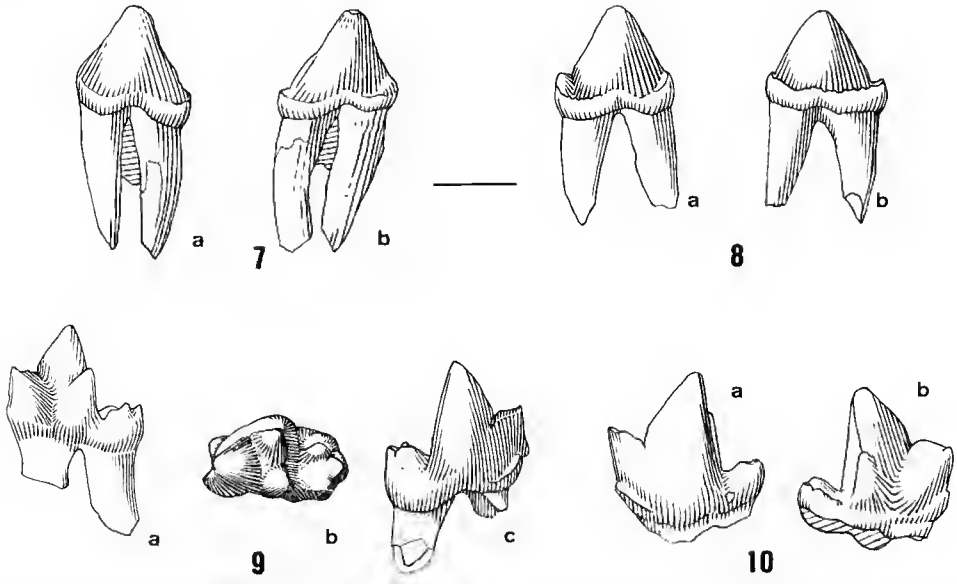


FIG. 7-10. — *Paracynohyaenodon schlosseri* Martin, 1906. Le Bretou. 7, P_2 gauche (Qu 17352), vues vestibulaire (a) et linguale (b); 8, P_3 droite (LBT 628), vues vestibulaire (a) et linguale (b); 9, M_2 droite (Qu 17358), vues linguale (a), occlusale (b) et vestibulaire (c); 10, M_3 gauche (LBT 265), vues vestibulaire (a) et linguale (b). Échelle = 5 mm.

Les deux M_2 (LBT 269,Qu 17358) sont mieux conservées que celle figurée par CROCHET (*op. cit.*, fig. 7). La longueur de la face linguale du trigonide est nettement supérieure à la hauteur du paraconide ou du métaconide. Ces deux cuspides sont fortes avec une base linguale longue, celle du métaconide se trouvant légèrement en retrait de celle du paraconide. Celui-ci déborde largement en avant de la racine mésiale; il est plus long que le métaconide mais sa

longueur est égale à sa hauteur. Son bord antéro-lingual s'infléchit quelque peu vers l'arrière pour rejoindre le sommet de la cuspide d'où se détache un petit pli d'émail marquant la limite entre les faces linguale et suprapréfosside. L'entocingulum se suit plus ou moins distinctement jusqu'au métaconide. L'ectocingulum a une orientation et un développement variable mais il ne dépasse pas le sillon intraparacristide. Sur LBT 269, il remonte haut sur le paraconide alors que sur Qu 17358, il est peu incliné et proche du bord de la couronne. La préfosside, haut située et largement ouverte à mi-hauteur des cuspides linguales, est peu profonde. Le talonide est court et à peine plus étroit que le trigonide. L'hypoconide, l'entoconide et l'hypoconulide sont de tailles voisines; ils tendent à se fondre en une crête entourant la postfosside à peine creusée et dont seuls émergent leurs sommets pincés et piquants. Entre Qu 17358 et LBT 269, la différence porte sur l'aspect plus gracile de la première des deux dents dû à une moindre usure (fig. 9).

Les deux M_3 (LBT 265, Bre 2011) sont tout à fait caractéristiques du genre *Paracynohyaenodon*, avec leur paraconide aussi long que haut, leur préfosside peu profonde, leur métaconide très réduit et à la base fusionnée à celle du protoconide, et leur talonide lisse aux cuspides à peine individualisées. L'entocingulum se suit du parastylide au talonide et le repli d'émail séparant les faces linguale et suprapréfosside est plus longue et mieux différenciée. M_3 diffère de M_2 par les proportions différentes du trigonide long, en relation avec l'étirement du paraconide orienté plus mésialement, et le talonide très court (fig. 10).

Aux Clapiès, *Paracynohyaenodon magnus* est représenté par une M_1 dans un état de conservation rare car cette dent est généralement très usée chez les Hyaenodontidés. Elle révèle les proportions du protoconide massif et modérément élevé alors que sur M_3 sa hauteur est le double de celle du paraconide. Elle diffère de la M_1 du Bretou par l'effacement du cingulum, l'hypoconide plus allongé et des cuspides du talonide plus épaisses. Cependant ce matériel est trop restreint pour en déduire une quelconque tendance évolutive entre les deux gisements.

La denture de *P. schlosseri* considérée dans son ensemble, montre l'association de prémolaires arrondies, plutôt massives et de molaires aux arêtes longues et acérées, particulièrement développées sur M_3, comme l'avait souligné Martin (1906). Saluons au passage la perspicacité de cet auteur qui, à partir des dentures inférieures incomplètes dont il disposait, en a induit les principaux caractères des molaires supérieures.

Discussion

Les spécimens mentionnés ci-dessus forment avec ceux décrits par Crochet (1988) sous le nom de *Cynohyaenodon magnus* un ensemble homogène, appartenant à un seul et même taxon. Toutefois, au vu des caractères observés, notamment sur les molaires inférieures, il convient de rapporter ce matériel au genre *Paracynohyaenodon* Martin et non à *Cynohyaenodon*. *Paracynohyaenodon* a pour espèce-type *P. schlosseri* dont l'holotype – un fragment de mandibule portant les trois molaires (QuB 393, conservé au Naturhistorisches Museum, Bâle) — provient aussi des Phosphorites du Quercy, malheureusement d'une localité inconnue. C'est donc la première fois que cette espèce est localisée précisément, dans sa région d'origine, alors que depuis environ trente ans des fouilles paléontologiques régulières y sont entreprises.

Les caractères différenciant *Paracynohyaenodon* de *Cynohyaenodon* ont été établis par Martin et complétés par Lange-Badré (1979). A leur liste, le matériel du Bretou permet d'ajouter les différences suivantes :

— le bombement marqué des parois latérales des dents jugales;
— la grande inclinaison de la face linguale du protocône;
— la très forte réduction du paracône accompagnée de sa fusion au métacône à M^2;
— la brièveté du bord distal de $P^{\frac{2-3}{2-3}}$;
— la présence d'un repli d'émail au sommet du paraconide des trois molaires;
— les proportions relatives du talonide/trigonide;
— le paraconide de M_3 aussi long que haut.

Par rapport à l'holotype, les molaires du Bretou présentent quelques différences qui correspondraient à un état moins évolué des caractères : moindre ouverture de la préfosside, repli d'émail du paraconide plus court à M_2, paracristide un peu moins longue et métaconide moins réduit à M_3.

Quant aux proportions relatives talonide/trigonide, les rapports des largeurs sont comparables alors que ceux des longueurs accusent une variation importante pour M_2 (48 % contre 60 % à l'holotype) et M_3 (32 % contre 45 %). Le talonide des M_2 du Bretou est

TABLEAU I. — Dimensions (en mm) des dents jugales de *Paracynohyaenodon schlosseri.*

	P1	P2	P3	P4	M1	M2	M3
			Denture supérieure (⌀ M-D × ⌀ V-L)				
Le Bretou		6,8 × 4,3	6,9 × 4,4 7,3 × 4,4 7,7 × 4,8	8,4 × — 8,4 × 7,2 8,2 × 6,8		8,6 × 10	
CROCHET (1988)	5,8 × 3,6 5,3 × 3,4	7,2 × 4,4		9,0 × —	9,0 × 7,6 9,5 × 7,9	9,5* × 9,0	
			Denture inférieure (⌀ M-D × ⌀ V-L)				
Les Clapiès					7,6 × 4,7		
Le Bretou	6,2 × 3,3 6,5 × 3,3	7,1 × 3,9 7,0 × 4,0 — × 4,0	6,5 × 3,7 7,0 × 4,1 7,1 × 4,1 7,0 × 3,7	7,5 × 4,3	7,3 × —	8,7 × 5,1 8,3 × 5,1	8,9 × 5,6 8,6 × 5,2
CROCHET (1988)		7,5 × 4,5	6,8 × 4,1	7,7 × 4,5	7,1 × 4,2 7,7 × 4,7	8,5 × 5,3	
Robiac *in* MATHIS (1988)			6,9 × —	7,6 × —	7,9 × 4,8	8,4 × 5,0	

* La valeur donnée par CROCHET pour la longueur est erronée; d'après sa figure 9 (p. 59), elle est d'environ 8,5 mm.

proportionnellement plus court aussi que celui des M_2 de Robiac qui, selon MATHIS (1985), représente un peu plus du tiers de la longueur totale de la dent. La très petite taille des échantillons de populations incite à la prudence quant à l'interprétation de ces résultats. Mais le raccourcissement du talonide et l'allongement du trigonide peuvent ne pas avoir varié de façon concomitante.

Sans minimiser ces différences, elles ne dépassent pas cependant l'amplitude des variations que l'on peut s'attendre à trouver entre des stades évolutifs successifs d'une même lignée. C'est pourquoi elles ne justifient pas le recours à une dénomination spécifique nouvelle pour distinguer le matériel du Bretou qui représente en fait un chronocline de *P. schlosseri*. Actuellement, les réparitions stratigraphique et géographique de cette espèce demeurent insuffisamment documentées. C'est apparemment une espèce peu fréquente : au Bretou, le nombre d'individus s'élève à quatre voire cinq, tandis qu'à Robiac on en dénombre deux, ce qui est insuffisant pour rendre compte valablement de la variabilité intraspécifique.

Genre **CYNOHYAENODON** Filhol, 1873

Cynohyaenodon cayluxi Filhol, 1873
(Fig. 11-20)

MATÉRIEL. — **Lavergne** : Collection BEDROSSIAN : P^4 non répertoriée. Collection LAMAUD : un fragment de maxillaire avec M^1, M^2 (Lav 3); un fragment de mandibule avec P_3, P_4, M_1 (Lav 1); P_2 (Lav 5, cassée); P_4 (Lav 4). Collection MATHIS : C inf. (LVG 179, LVG 184, LVG 803); P_1 (LVG 743, LVG 805, LVG 849); P_2 (LVG 177, LVG 806 cassée, LVG 842); P_3 (LVG 181 cassée, LVG 808 cassée, LVG 850); P_4 (LVG 742, LVG 1075); M_2 (LVG 1003, LVG 1004, LVG 1184); M_3 (LVG 496, sur fragment de dentaire, LVG 176, LVG 497); C sup. ((LVG 174, LVG 518, LVG 1010); P^1 (LVG 849, LVG 1191); P^2 (LVG 846); P^3 (LVG 299, LVG 807, LVG 178, LVG 845); P^4 (LVG 1190, LVG 1180, LVG 844, LVG 1005 cassée, LVG 843 cassée); M^1 (LVG 180); partie vestibulaire des molaires : M^1 (LVG 1007, LVG 847); M^2 (LVG 1181, LVG 1006, LVG 1009); dP^4 (LVG 1008). Collection VIDALENC : M_2 (Qu 17337). — **La Bouffie** : Collection CARENCO : M_1, P^3, M^1, partie vestibulaire de M^3, non répertoriées. Collection LAMAUD : P_4 (Bof 17, Bof 8); M_1 (Bof 16); M_3 (Bof 7, Bof 6); dP_4 (Bof 9); P^2 (Bof 4); P^4 (Bof 15). Collection MATHIS : C. inf. (LBF 153); P_1 (LBF 45, LBF 46, LBF 689, LBF 694); P_3 (LBF 688); M_1 (LBF 2352); M_2 (LBF 693, LBF 2461, LBF 2357); M_3 (LBF 692), P^1 (LBF 690, LBF 691); P^2 (LBF 125, LBF 131 cassée, LBF 132 cassée); P^3 (LBF 696 cassée); partie vestibulaire de P^4 (LBF 697); M^1 (LBF 127, LBF 128, LBF 129); parties vestibulaires de molaires supérieures (LBF 43, 44, 48, 130); dP^4 (LBF 124); mandibule gauche avec les racines de P_{2-4}, les talonides de M_1 et M_3, M_2 abrasée (LBF 2118). Collection VIDALENC : P_1 (Qu 17297); P_2 (Qu 17295); P_4 (Sd 2413 cassée); M_2 (Qu 17298); P^3 (Qu 17302, Qu 17301 cassée, Qu 17296 cassée); P^4 (Qu 17299). — **Les Clapiès** : Collection MATHIS : P_1 (CLP 2); P_3 (CLP 4 cassée). Collection VIDALENC : P_2 (Qu 17295); P_2 (Qu 17289).

DESCRIPTION ET DISCUSSION

Pour la première fois depuis la révision de *Cynohyaenodon cayluxi* (Lange-Badré, 1979), des spécimens précis, bien datés stratigraphiquement sont rapportés à cette espèce dont le genre a été cité dans des listes fauniques récentes (CROCHET *et al.*, 1981 ; RÉMY *et al.*, 1987),

mais sans aucune donnée sur la quantité et la nature du matériel nouveau, découvert dans les différents gisements.

Les échantillons de Lavergne et de La Bouffie comprennent chacun une cinquantaine de dents plutôt bien conservées mais isolées pour la plupart. Les deux lots sont donc quantitativement comparables, même si, dans le détail, certaines dents comme P^1 et P^2, sont sous-représentées (fig. 14) en raison soit de leur fragilité, soit de leur taille ou de leur morphologie peu caractéristique qui rend leur identification aléatoire. Quelques différences morphologiques et biométriques séparent les populations des deux localités, et aussi de l'assemblage constitué par le matériel des anciennes collections des Phosphorites du Quercy.

Différences morphologiques

Par rapport au matériel des anciennes collections, celui de Lavergne et de La Bouffie présente l'avantage de provenir d'individus aux dents peu usées, permettant des observations plus fines et plus précises que sur les dentures très abrasées, récoltées autrefois.

Comparaison des dents jugales inférieures avec le néotype

Les prémolaires de Lavergne ont un émail plus chagriné. Le talonide de P_4 est proportionnellement un peu plus court et plus large, en raison du cingulum épais qui le borde. L'entoconide est inconstant; quand il est présent, il est très petit.

La base de l'hypoconulide de M_{1-2} est plus longue et le parastylide peut manquer.

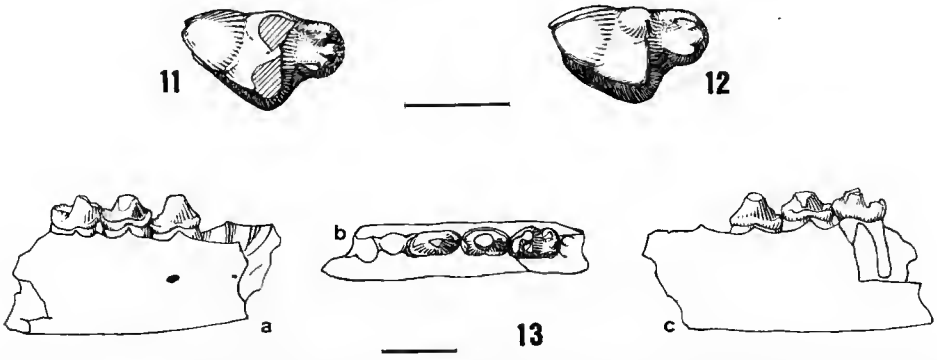


FIG. 11-13. — *Cynohyaenodon cayluxi* Filhol, 1873. 11, M_3 gauche, Lavergne (LVG 176), vue occlusale; 12, M_3 gauche, La Bouffie (Bof 6), vue occlusale; 13, fragment de mandibule droite portant P_3-M_1, Lavergne (Lav 1), vues vestibulaire (a), occlusale (b) et linguale (c). 11 et 12 : échelle = 5 mm; 13 : échelle = 1 cm.

M_3 n'a pas de postfosside creuse : la surface occlusale de son talonide est plane et déclive vers le trigonide tandis que son extrémité est découpée en trois festons de même taille, parallèles et étroitement juxtaposés (fig. 11, 12).

Les mêmes différences se retrouvent sur les spécimens de La Bouffie où l'on observe en outre, toujours par rapport au néotype : sur les molaires, la préfosside un peu plus grande; les sommets du talonide seuls distincts; le parastylide toujours présent, à mi-hauteur du bord mésio-lingual du paraconide; le métaconide de M_3 nettement plus court que celui de M_{1-2};

l'entocristide rejoignant la base du métaconide à M_{1-2} ; sur les prémolaires, la partie distale plus courte mais toujours cernée par un cingulum épais ; à P_4, le talonide court et carré, formé seulement par l'hypoconide, toute trace de cuspide linguale ayant disparu.

Comparaison des dents jugales supérieures

Dans l'ensemble les dents supérieures des deux gisements répondent à la description donnée par LANGE-BADRÉ (1979 : 30-31). Quelques caractères plésiomorphes persistent comme l'épaississement cingulaire de P^3 supporté par une racine linguale indépendante (fig. 15 : Qu 17301) ou non (LVG 178, 807), ou l'absence de conules (LVG 844) et de fente carnassière à P^4 (fig. 16 : Qu 17299).

Le paracône aux bords acérés de P^2 est très généralement suivi d'une petite cuspide piquante. Le cingulum large est continu bien qu'il s'atténue fortement à mi-longueur de la couronne sur les deux faces.

M^{1-2} sont plus longues que larges (et non l'inverse, comme indiqué par erreur *in* LANGE-BADRÉ, 1979 : 31). En ce qui concerne M^2, la différence entre les deux dimensions est faible et le rapport peut être inversé, si la dent est très usée, entraînant la perte de l'extrémité du métastyle. Bien que les deux molaires dans les anciennes collections présentent tous les stades de rapprochement du paracône et du métacône, les deux cuspides sont plus étroitement associées, tout en restant distinctes, sur les spécimens de Lavergne et de La Bouffie. Le paracône est un peu plus réduit par rapport au métacône dont la base est renflée du côté vestibulaire. La face linguale du protocône, peu inclinée, est plus longue et plus arrondie à M^1 (fig. 17, 18), plus courte à M^2 (fig. 19).

Sur Lav 3, la longueur du métastyle est supérieure à celle du paracône et du métacône, sans qu'il soit possible de déterminer si cette différence est due à une régression plus forte du paracône ou à un allongement du métastyle (fig. 19).

Comparaison des dents jugales de Lavergne et de La Bouffie

Par rapport aux spécimens de Lavergne, ceux de La Bouffie présentent quelques variations qui dénotent, chez ces derniers, un état des caractères un peu plus évolué : l'émail est plus lisse et les parois latérales des dents moins convexes ; l'ectocingulum est moins apparent ; la taille est un peu plus grande ; le métacône de M^{1-2} est plus comprimé vestibulo-lingualement et moins saillant sur la face vestibulaire ; le parastyle de M^1 est moins développé ; le paraconide et le métaconide sont plus bas par rapport au protoconide ; le métaconide de M_3 est plus réduit ; les cuspides du talonide sont moins distinctes et l'entoconide plus allongé.

Variations biométriques (fig. 14)

Nous considérerons d'abord les variations entre Lavergne et La Bouffie puis, à la lumière des résultats obtenus, nous verrons comment interpréter les données recueillies à partir des anciennes collections.

On constate que globalement les domaines de variations des spécimens des deux gisements coïncident bien à condition que la représentation dépasse 2 unités. Le matériel de La Bouffie montre un décalage vers les valeurs supérieures, conforme à son niveau stratigraphique un peu

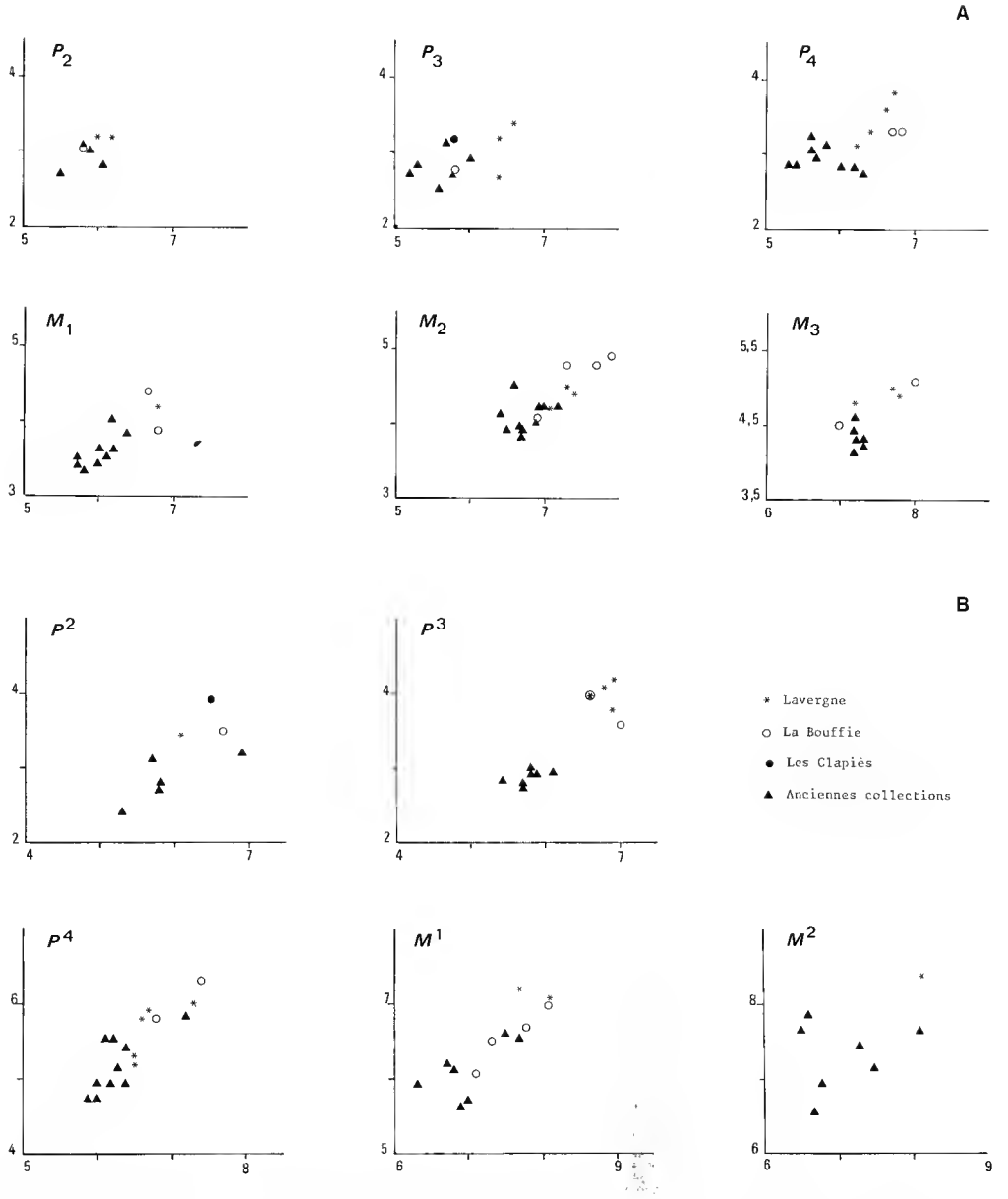


FIG. 14. — Diagramme de variations longueur (en abscisses)/largeur (en ordonnées) des dents de *Cynohyaenodon cayluxi* : A, dents inférieures ; B, dents supérieures.

plus récent que celui de Lavergne. Entre les deux gisements, la largeur varie moins que la longueur dont l'accroissement concerne l'ensemble des dents jugales, à l'exception des P^3, M^1, P_2, P_3 et M_1 de La Bouffie, plus courtes que leurs homologues de Lavergne. Mais les effectifs sont bien faibles pour pouvoir en conclure de façon certaine à une éventuelle réduction de la taille de ces dents entre les deux localités.

Les domaines de variations du matériel des anciennes collections sont représentés aussi sur la figure 14. Cet ensemble, bien qu'hétérogène et sans datation stratigraphique précise, offre l'intérêt d'être constitué de rangées dentaires et non de dents isolées comme dans les deux gisements précédents. On peut donc considérer cet assemblage comme un compromis spatio-temporel des variations intraspécifiques dentaires. Par rapport à ce dernier, les spécimens de Lavergne et de La Bouffie sont plus grands; ils occupent une position marginale à la partie supérieure des diagrammes, parfois même la débordent franchement comme à P^3 et à P^4. Il est possible qu'une partie du matériel récolté autrefois provienne de localités plus anciennes stratigraphiquement que Lavergne et La Bouffie. D'autre part, l'étroite imbrication des dents, de P^4_4 à M^3_3, et l'importante usure des molaires introduisent un facteur d'erreur non négligeable qui minimise les valeurs relevées lors de la prise des mesures.

Les domaines de variations de quatre dents, P^2, P^3, M^2 et M_1 ne se recoupent pas. En ce qui concerne M_1, il s'agit probablement d'un artéfact dû à la sous-estimation de ses dimensions, car cette dent est non seulement précocement usée mais aussi très étroitement enserrée par P_4 et M_2 in situ. Pour P^2 et M^2, l'échantillon est insuffisant pour être significatif (1 spécimen). Pour P^3, à la fois plus longue et plus large, il serait nécessaire d'avoir plus de matériel, y compris d'autres localités bien datées, pour déterminer s'il s'agit d'une modalité évolutive de *Cynohyaenodon cayluxi*. Dans ce cas, l'élargissement lingual de P^3 ne serait pas une plésiomorphie mais une réversion.

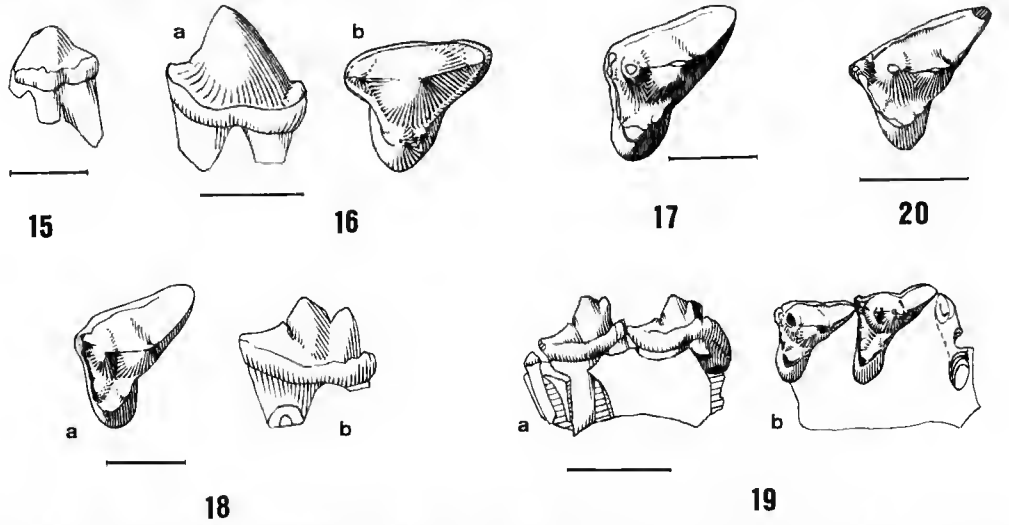


FIG. 15-20. — *Cynohyaenodon cayluxi* Filhol, 1873. 15, P^3 gauche, La Bouffie (Qu 17301), vue linguale; 16, P^4 gauche, La Bouffie (Qu 17299), vues vestibulaire (a) et occlusale (b); 17, M^1 gauche, La Bouffie (LBF 128), vue occlusale; 18, M^1 gauche, Lavergne (LVG 180), vues occlusale (a) et vestibulaire (b); 19, fragment de maxillaire gauche portant M^1-M^2, Lavergne (Lav 3), vues vestibulaire (a) et occlusale (b); 20, dP^4 gauche, Lavergne (LVG 1008), vue occlusale. 15-18, 20 : échelles = 5 mm; 19 : échelle = 1 cm.

Denture lactéale

A La Bouffie, ont été identifiées quelques dents lactéales qui pourraient avoir appartenu à *C. cayluxi*. DP^4 (LVG 1008, LBF 124) est caractérisée par un paracône au sommet très divergent de celui du métacône et moins réduit que celui de la M^1. La séparation des deux cuspides se suit depuis l'ectocingulum. Le lobe protoconique triangulaire est étroit et long. Le métastyle est d'une longueur inférieure à celle du paracône et du métacône considérés ensemble (fig. 20).

En définitive, les différentes variations observées entre les spécimens de diverses provenances caractérisent des stades évolutifs successifs de *Cynohyaenodon cayluxi*. Jusqu'à présent, cette espèce est endémique aux Phosphorites du Quercy, n'ayant jamais été retrouvée ailleurs. Par conséquent, les échantillons de Lavergne et de La Bouffie constituent deux jalons importants, parce que bien datés, de la lignée, en attendant que de nouveaux matériels provenant d'autres localités permettent de préciser la polarité des caractères relevés.

Genre **ALLOPTERODON** Ginsburg, 1977
(= *Hurzelerius* Lange-Badré, 1984)

Allopterodon minor (Filhol, 1877)
(Fig. 21-27)

SYNONYMIE

Prototomus? *minor* Filhol *in* LANGE-BADRÉ, 1979.
Prototomus? *minor* (Filhol) *in* CROCHET, 1989.
Miacidae indet. *in* CROCHET, 1989 : 65, fig. 16a et b.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE. — Robiac, Phosphorites du Quercy (Lavergne, Le Bretou, La Bouffie, Salème, Les Clapiès).

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE. — Niveaux repères de Robiac et Fons 4 (MP 16 et 17).

REMARQUE. — Le statut générique provisoire des espèces *Prototomus*? *minor* (Filhol) et *P.*? *bulbosus* Lange-Badré, proposé par LANGE-BADRÉ en 1979, touche à son terme. Ces deux espèces partageant un certain nombre de caractères avec l'espèce *Allopterodon torvidus* (Van Valen) d'Egerkingen doivent être rapportées au même genre. Citons notamment :

— P^4 à métastyle court et bas, individualisé par un sillon carnassier;
— molaires supérieures à paracône plus petit que le métacône, au parastyle anguleux et saillant, à métastyle orienté obliquement par rapport au diamètre antéro-postérieur de la dent;
— molaires inférieures à paraconide plus petit que le métaconide, ces deux cuspides étant nettement plus hautes que longues; paraconide divergeant du métaconide sur la face linguale; entoconide et hypoconulide proches l'un de l'autre;
— P_3 plus longue que P_4.

MATÉRIEL. — **Le Bretou** : Collection LAMAUD : maxillaire avec P^3 brisée, P^4, M^1 (Bre 2013). Collection MATHIS : P_2 (LBT 22, LBT 871); P_3 (LBT 20); P_4 (LBT 19); M_1 (LBT 23, LBT 877); M_2

(LBT 24); fragment de mandibule avec M_2, M_3 (LBT 640); P^2 (LBT 870); P^4 (LBT 13, 25, 878, 879); M^1 (LBT 14, 15); M^2 (LBT 16 cassée, 874); dP^3 (LBT 17, 18); dP^4 (LBT 876). Collection VIDALENC : P_3 (Qu 17344); P_4 (Qu 17345); M_1 (Qu 17349); M_2 (Qu 17348); dP_4 (Qu 17346); fragment de maxillaire avec P^4-M^2 (Qu 17338), fragment de maxillaire avec M^2, M^3 (Qu 17339); P^4 (Qu 17342); M^1 (Qu 17343, Qu 17341). — **Lavergne** : Collection BEDROSSIAN : maxillaire avec M^2, M^3. Collection LAMAUD : P_2 (Lav 8); P_3 (Lav 6); M_2 (Lav 7); P^2 (Lav 5); dP^4 (Lav 9). Collection MATHIS : Mandibule avec P_3-M_1 (LVG 171), mandibule avec P_3-M_3 (LVG 165), mandibule avec P_4-M_3 (LVG 166), mandibule avec M_2-M_3 (LVG 167), mandibule avec P_4, M_2, M_3 (LVG 1001); fragment de mandibule avec M_3 (LVG 1002); P_1 (LVG 21); P_2 (LVG 773, LVG 18, LVG 19, LVG 784); P_3 (LVG 20, LVG 772, LVG 768, LVG 777, LVG 779); P_4 (LVG 22, LVG 775, LVG 776, LVG 780); M_1 (LVG 14, LVG 17, LVG 782); M_2 (LVG 765); dP_4 (LVG 767); maxillaire avec M^1, M^2 (LVG 740); maxillaire avec M^1 (LVG 172); P^2 (LVG 774, LVG 783, LVG 785, LVG 781); P^4 (LVG 23, LVG 24, LVG 1205); M^1 (LVG 771 cassée, LVG 786, LVG 1202, LVG 1203); M^2 (LVG 766, LVG 778 cassées, LVG 15 incomplète); M^3 (LVG 1201); dP^3 (LVG 16, LVG 1204). Collection VIDALENC : Mandibule portant P_2-P_4 (Qu 17331), M^1 (Qu 17335); dP^4 (Qu 17332); M_1 (Qu 17333). — **La Bouffie** : Collection CARENCO : M_3, M^1 et dP^3 non répertoriées. Collection LAMAUD : mandibule portant P_3, P_4 (Bof 12); P_2 (Bof 18); P_4 (Bof 14, Bof 727). Collection MATHIS : P_2 (LBF 97, LBF 98); P_3 (LBF 99); M_1 (LBF 100, LBF 102, LBF 104, LBF 108, LBF 109, LBF 2364); M_2 (LBF 101); M_3 (LBF 103); dP_4 (LBF 112, LBF 2363); P^3 (LBF 2458); P^4 (LBF 94, LBF 95); M^1 (LBF 90, LBF 93 cassée, LBF 111); M^2 (LBF 92); M^3 (LBF 91); dP^3 (LBF 96 cassée, LBF 105, LBF 107); dP^4 (LBF 106, LBF 110). Collection VIDALENC : P_2 (Qu 17325); M_1 (Qu 17318, Qu 17319, Qu 17320 incomplète, Qu 17327); M_2 (Qu 17315, Qu 17316); M_3 (Qu 17314, Qu 17317); dP_4 (Qu 17323); P^3 (Qu 17326); P^4 (Qu 17313 cassée); M^1 (Qu 17310, Qu 17311 cassée, Qu 17312); M^3 (Qu 17307); dP^4 (Qu 17309, Qu 17306). — **Les Clapiès** : Collection VIDALENC : P^4 (Qu 17288 cassée).

DESCRIPTION

Le matériel nouveau, bien conservé dans l'ensemble, permet de compléter la description antérieurement établie à partir des quelques spécimens provenant des anciennes collections du Quercy et de Salème (LANGE-BADRÉ, 1979 : 36).

P^2 et P^3 sont très minces. P^2, la plus haute des prémolaires, a une longueur qui excède sa hauteur. Les bords antérieur et postérieur de son paracône sont minces et coupants. Le cingulum se relève distalement et forme un ressaut à la base de son paracône. P^3 présente toujours un élargissement lingual à la base de sa couronne, en arrière de l'espace interradiculaire. P^4 est molariforme. Le lobe protoconique est subcarré, par développement de sa partie distale. En arrière du protocône conique et bas, se trouve une petite cuspide, parfois dédoublée, dont la taille peut atteindre celle du protocône. Les deux cuspides sont séparées par un sillon plus ou moins profond qui se prolonge parfois sur la face linguale du lobe protoconique. La moitié vestibulo-distale de la couronne est généralement courte. Le sillon carnassier, très court et bas situé, délimite la crête du métastyle peu élevée et dont la longueur varie du simple (LBF 95) au double (Qu 17338, LBF 2490) par rapport à celle du parastyle. Ce dernier arrondi est plutôt volumineux; il est distinct à la fois du paracône et du lobe protoconique dont le sépare un antéroflexus de 90° environ.

Sur les molaires supérieures, les proportions relatives du paracône et du métacône ont pu être précisées. Le paracône, également développé sur M^1 et M^2, est toujours plus court et un peu plus bas que le métacône. Le paracône est généralement conique à cylindrique, mais sur deux spécimens (LVG 15, LBF 86), il est un peu aplati vestibulo-lingualement. Le métacône est toujours comprimé et sa base du côté vestibulaire est en retrait de celle du paracône. Rappelons que paracône et métacône sont juxtaposés mais non fusionnés, une gouttière large

et peu profonde les séparant. La taille du paraconule est variable mais elle est toujours supérieure à celle du métaconule; sa liaison avec la base du paracône persiste (Lavergne) ou non (Bretou). Par ailleurs, la différence entre les deux diamètres de M^2 est de l'ordre de 10 à 15 %.

M^3 est plus large que M^{1-2}, en raison de l'étirement en crête de son parastyle, plus long que l'ensemble paracône-métacône. Le paracône, plus haut que long, domine nettement le métacône réduit. Le protocône est aussi saillant lingualement que celui des deux autres molaires (fig. 22).

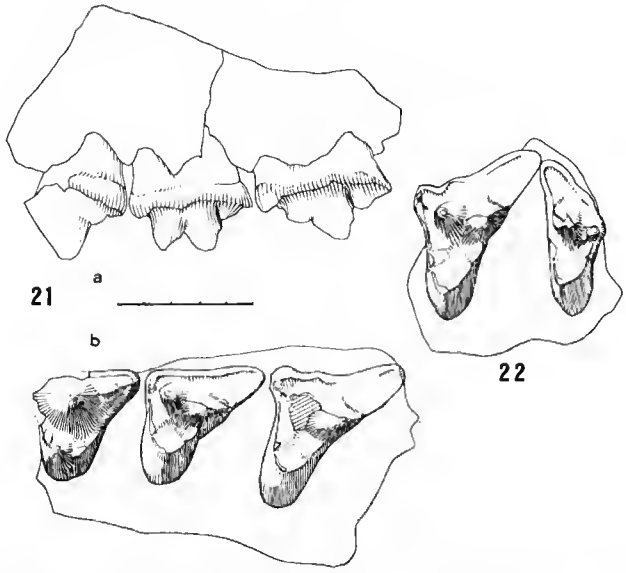


FIG. 21-22. — *Allopterodon minor* Filhol, 1877. 21, fragment de maxillaire gauche portant P^4 abîmée, M^1-M^2, Le Bretou (Qu 17338), vues vestibulaire (a) et occlusale (b); 22, fragment de maxillaire gauche portant M^2-M^3, Le Bretou (Qu 17339), vue occlusale, Échelle = 5 mm.

P_{1-2} sont conformes à la description donnée antérieurement (LANGE-BADRÉ, 1979 : 37). Entre le niveau de Lavergne et celui de La Bouffie, on observe l'effacement du cingulum et le raccourcissement de la partie mésiale de P_2. La cuspide accessoire antérieure régresse et se serre plus étroitement contre le protoconide. Sur P_{3-4}, le cingulum lingual est souvent effacé sous le protoconide; le paraconide est toujours différencié sous la forme d'une petite masse arrondie, basse, située contre la base du protoconide. En revanche, leurs talonides ont une morphologie plus variable. Le talonide de P_3 est formé essentiellement d'un hypoconide; sur Qu 17331, il est accompagné d'une ébauche d'entoconide. Sur P_4, les variations portent sur la taille de l'hypoconide dont le sommet pointe à l'extrémité de la couronne, sur le volume de la dépression linguale entre la base du protoconide et l'hypoconide, sur la présence d'une postprotocristide et le développement de l'entoconide. Aucune corrélation n'a pu être établie entre ces variations et le niveau stratigraphique. Leur expression apparaît tout à fait aléatoire. Enfin, il faut noter que, pour une rangée dentaire donnée, la longueur de P_3 est toujours supérieure à celle de P_4.

Sur M_{1-2}, le trigonide est de 5 % environ plus large que long. Le paraconide est plus haut que long, avec une face linguale étroite, losangique, légèrement inclinée vers l'avant ; celui de M_1 est un peu plus petit que celui de M_2. Le protoconide, à base vestibulaire étroite et arêtes aeérées, est d'une hauteur supérieure à la longueur du trigonide et il domine d'un tiers environ le métaconide. Les métaconides de M_{1-2} plus hauts que longs sont de même taille. Ils sont aussi un peu plus hauts et nettement plus longs que les paraconides, à l'exception d'une M_1 (LGV 14) où les deux cuspides ont la même longueur. Le métaconide de M_3 est un peu plus bas que le paraconide et légèrement réduit par rapport à celui des deux autres molaires.

Les proportions relatives du trigonide et du talonide s'accordent bien avec celles calculées précédemment à partir d'un échantillon hétérogène et à localisation stratigraphique inconnue. Toutefois les M_3 de Lavergne se distinguent des autres par l'allongement du talonide qui représente le même pourcentage (70 %) de la longueur du trigonide que sur les deux autres molaires. Les trois cuspides du talonide sont bien développées. L'hypoconide épais a sa base anguleuse alignée sur celle du protoconide. L'hypoflexide est peu profond et étroit. L'entoconide est comprimé en une crête que prolonge une courte entocristide subhorizontale à M_1, fortement inclinée à M_2. L'hypoconulide est fort et long ; son sommet pointu surplombe la face distale du talonide ; sa base forme avec celle de l'entoconide une paroi continue légèrement convexe, au-dessus de la postfosside. L'hypoconulide est plus étroitement uni à l'entoconide qu'à l'hypoconide dont le sépare une échancrure large et profonde.

Sur M_3, la postfosside est longue et peu profonde, les cuspides du talonide nettement moins volumineuses que sur les molaires antérieures. L'hypoconulide cylindrique et étroit fait saillie à l'extrémité du talonide, à proximité de l'entoconide peu différencié.

Sur les trois molaires, il est fréquent d'observer des traces du cingulum, en particulier au niveau de l'hypoflexide.

D'après les diagrammes Longueur/largeur (fig. 23, 24), les variations entre les échantillons des différentes localités sont de faible amplitude. La plupart des domaines se recoupent, bien que ceux correspondant à Lavergne montrent une plus grande dispersion, proportionnellement, que ceux du Bretou ou de La Bouffie. Le matériel des anciennes collections constitué uniquement de rangées dentaires (rares pour les supérieures) s'intègre bien dans les nouvelles données obtenues à partir de séries ou de dents isolées.

Les spécimens du Bretou et ceux de Lavergne sont généralement regroupés, voire inséparables, ce qui confirme la très grande proximité temporelle, si ce n'est la contemporanéité des deux gisements. Le matériel de La Bouffie se situe toujours à la périphérie des nuages précédents, plutôt au voisinage de Lavergne et conforte son âge plus récent, tout comme le fragment de mandibule de Salème (MP 17).

Du Bretou à La Bouffie, certains diagrammes de variations indiquent une tendance à la diminution de taille. Cette diminution affecte soit la longueur (P_2, P_4), soit la largeur (P^4, M^1) soit les deux dimensions (M_1 et peut-être aussi M_3) alors que M_2 accuserait une augmentation de taille, accompagnée d'un changement de proportions : à longueur égale, la largeur est plus grande. Là où le nombre de spécimens est plus important, rien n'indique un éventuel dimorphisme sexuel lié à la taille.

Quelques dents lactéales sont attribuées à *A. minor*, sur la base de leur taille un peu plus petite que les permanentes, bien qu'il soit toujours délicat d'attribuer à un taxon des dents déciduales isolées, non associées à des éléments de denture définitive.

La dP^3 (fig. 25) est formée d'un parastyle bas, d'un paracône sur le bord postérieur duquel

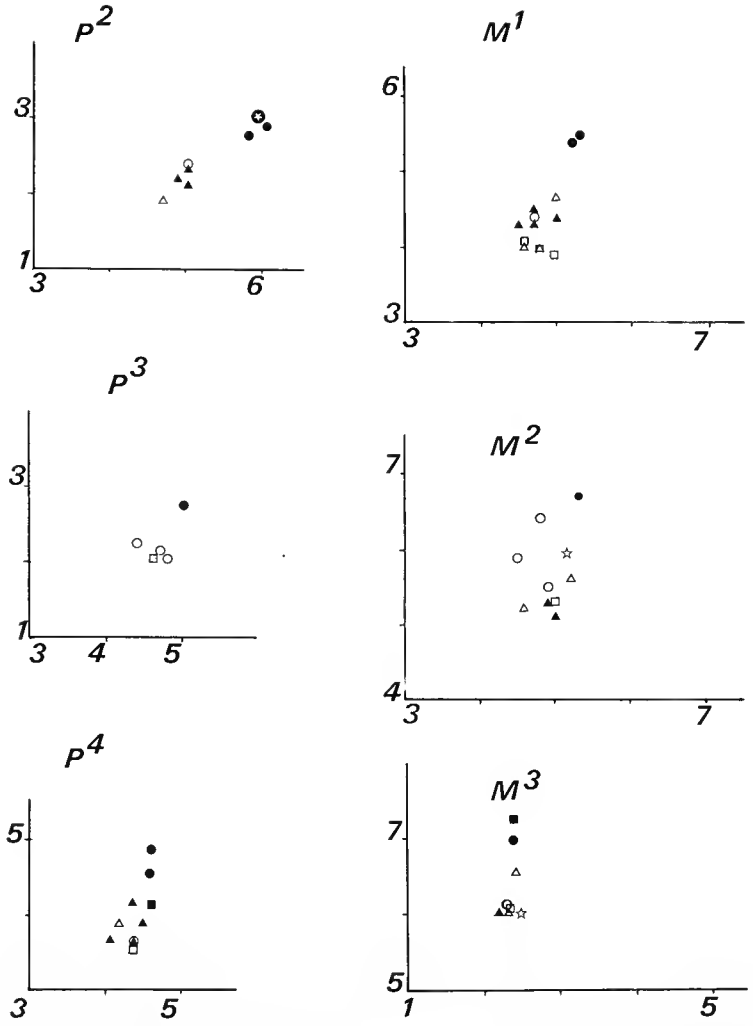


FIG. 23. — Diagramme de variations longueur (en abscisses)/largeur (en ordonnées) de *Allopterodon minor* et *A. bulbosus*, dents supérieures (la largeur des M^3 a été mesurée entre l'extrémité du parastyle et la base du lobe protoconique). *Légendes, voir figure 24.*

est plus ou moins individualisé, par un court sillon, un renflement, le métacône et un très court métastyle. Tous ces reliefs sont alignés à proximité du bord vestibulaire, rectiligne ; fortement comprimés, ils forment une étroite et haute paroi, irrégulièrement dentelée. Sur LBF 96, entre le métacône et le métastyle, s'intercale une petite cuspide accessoire. Le protocône bas et petit, bien que porté par une racine indépendante, est très proche de la base du paracône. Il n'y a pas de trace de conules. Le cingulum est lisse et continu.

DP^4 rappelle beaucoup la première molaire permanente en plus simple. Elle est plus longue que large. Le parastyle, gros, n'est pas relié à la base du paracône. Le métastyle est plus

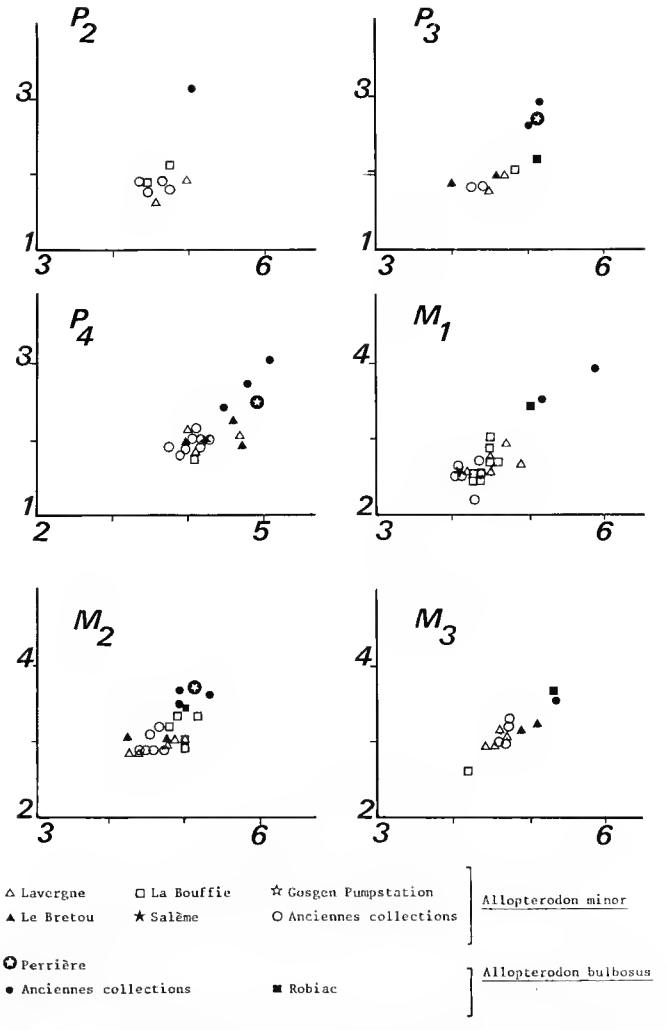


FIG. 24. — Diagramme de variations longueur (en abscisses)/largeur (en ordonnées) de *Allopterodon minor* et *A. bulbosus*, dents inférieures.

court que le paracône et le métacône considérés ensemble. Ces deux dernières cuspides sont moins hautes et plus écartées l'une de l'autre que sur M^1 ; le paracône est aussi plus volumineux. Le lobe lingual est long et étroit, bordé par deux conules également développés et le protocône bas et mince (fig. 26).

DP_4 est caractérisée par un paraconide court et bas, et un métaconide nettement plus élevé et partiellement soudé au protoconide. Le talonide est large, avec un entoconide saillant (fig. 27).

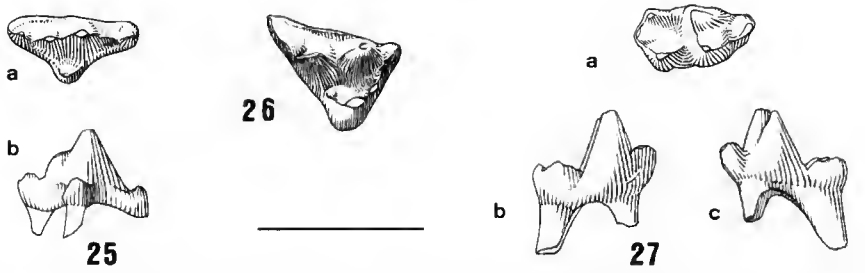


FIG. 25-27. — *Allopterodon minor* Filhol, 1877. 25, dP^3 droite, Lavergne (LVG 16), vues occlusale (a) et linguale (b); 26, dP^4 droite, La Bouffie (LBF 110), vue occlusale; 27, dP_4 droite, La Bouffie (LBF 112), vues occlusale (a), vestibulaire (b) et linguale (c). Échelle = 5 mm.

DISCUSSION

Les cinq spécimens du Bretou rapportés par CROCHET (1988) à cf. *Prototomus*? *minor* s'accordent bien avec le matériel décrit ci-dessus. Ils sont donc attribués à *Allopterodon minor*. Toutefois la M^1 BRT 944 est probablement une dP^4, d'après sa taille et ses caractères; quant à la dent BRT 933 (*ibid.*, p. 65, fig. 16 a et b, déterminée « Miacidae indét. »), elle ressemble tant aux dP^3 rapportées ici à *A. minor* qu'elle est attribuée aussi à cette espèce.

Par ailleurs, du point de vue biostratigraphique, la présence de l'espèce *A. minor* est attestée jusqu'au Ludien inférieur inclus (Salème). Son évolution dentaire pendant près de deux millions d'années se caractérise, semble-t-il, par une régression de taille sauf pour M_2 dont l'accroissement peut correspondre à une adaptation sécante spécifique. Outre ces variations biométriques, la population de La Bouffie montre par rapport à celle de Lavergne quelques caractères apomorphes, comme la régression du parastyle/ide des prémolaires, l'allongement de la partie distale du lobe lingual et la présence systématique d'un sillon sur la P^4 (LBF 94, 95, Qu 17313) et la disparition de l'ectoflexus par redressement de la paroi vestibulaire à M^1 (LBF 90, 93).

Enfin, ce nouveau matériel confirme les très nettes affinités avec l'espèce *A. phonax* (= *H. torvidus*) d'Egerkingen (Suisse), comme cela a déjà été mentionné (LANGE-BADRÉ, 1979, 1984). Les différences entre les deux espèces indiquent un état plus dérivé des caractères morphologiques chez *A. minor* alors que leurs tailles restent très proches.

Allopterodon bulbosus (Lange-Badré, 1979)

SYNONYMIE

Prototomus? *bulbosus* Lange-Badré, 1979 : 42.
Prototomus? aff. *minor* (Filhol) *in* MATHIS, 1985.

MATÉRIEL. — **Perrière** : Collection MATHIS : P_3 (PRR 300, PRR 305 incomplète); P_4 (PRR 312, bourgeon dentaire dans un fragment de mandibule); P^4 (PRR 303); M^2 (PRR 301 incomplète); M^3 (PRR 304, incomplète). Collection VIDALENC : M_2 (Qu 17329); P^2 (Qu 17330).

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Phosphorites du Quercy dont Perrière. Robiac.

COMMENTAIRES

L'espèce *Allopterodon bulbosus* se distingue de *A. minor* par sa taille plus forte, par ses prémolaires épaisses, généralement dépourvues de cuspide accessoire antérieure, et au talonide court et anguleux, portant deux minuscules cuspides. Le matériel de Perrière s'accorde bien avec la description donnée par LANGE-BADRÉ (1979). La M^2 (PRR 301), bien qu'incomplète, est identique à celle de l'holotype. Son ectoflexus plus profond, son parastyle et son métastyle plus saillants sur la face vestibulaire la différencient de son homologue chez *A. minor*.

Outre l'intérêt de confirmer le rapprochement fait antérieurement entre les dentures supérieure et inférieure, d'après des critères morpho-fonctionnels et de les attribuer au même taxon, ces quelques dents isolées permettent de situer *A. bulbosus* dans la biostratigraphie des Phosphorites du Quercy et du Paléogène européen. Par l'ensemble de sa faune, Perrière se situe à un niveau plus récent que Le Bretou : il est proche de La Bouffie et correspond au niveau repère de Fons 4 (MP 17) comme Salème et La Bouffie. Mais pour le moment, *A. bulbosus* n'a été trouvé en association avec *A. minor* dans aucun de ces trois gisements.

En dehors des Phosphorites du Quercy, *Allopterodon bulbosus* est aussi présent à Robiac, mais sous une forme un peu moins évoluée. Les prémolaires P^4 et P_3, relativement minces, n'ont pas atteint l'épaisseur caractéristique des spécimens plus tardifs alors que les molaires en ont la taille et la morphologie, notamment M^3 avec ses parois bombées, son bassin large et court et la forte inclinaison de son métacône vers l'arrière.

A. bulbosus n'est donc pas un descendant, ni un chronocline de *A. minor*, comme on aurait pu le supposer. Les relations précises entre ces deux espèces et l'espèce-type *A. phonax* sont envisagées dans la révision en cours des Créodontes d'Egerkingen.

TABLEAU II. — Dimensions (en mm) des dents jugales de *A. bulbosus* de Perrière comparées à celles de l'holotype.

⌀ A-P × ⌀ V-L	P^2	M^2	P_3	P_4	M_2
Perrière	6,0 × 3,1	— × 6,9	5,1 × 2,7	4,9 × 2,5	5,2 × 3,7
Type	5,9 × 2,8 6,1 × 2,9	5,3 × 6,7			

Cf. **Proviverra**

(Fig. 28 a et b)

MATÉRIEL. — **La Bouffie** : collection MATHIS : M^2 (LBF 89 : 4,2 × 4,8 mm).

Cette M^2, de très petite taille, diffère d'emblée de celle de *Allopterodon minor* par ses proportions : longueur courte par rapport à la largeur. En outre, un certain nombre de caractères conforte la distinction. Le parastyle est bas, arrondi, plaqué contre la base du paracône très proche du bord antérieur de la dent. Le paracône et le métacône sont plus

cylindriques que comprimés vestibulo-lingualement, surtout le métacône qui sous cet angle diffère de celui de *A. minor*. Une large et peu profonde gouttière sépare les deux cuspides sur la face linguale alors que sur la face vestibulaire leurs bases sont confluentes. Le métastyle plus court que le paracône et le métacône réunis a une orientation linguo-vestibulaire nette ; sa face labiale est peut-être moins inclinée que celle de *A. minor* mais son extrémité est plus saillante. Il n'y a pourtant pas d'ectoflexus sur la face vestibulaire. Les conules sont forts et sans liaison avec les cuspides vestibulaires.

Les traces d'usure, fortement imprimées, concernent essentiellement la partie mésiale du lobe protoconique, le protocône et les sommets du paracône et du métacône. En cela aussi, cette dent diffère des M^2 des deux espèces d'*Allopterodon* vues précédemment.

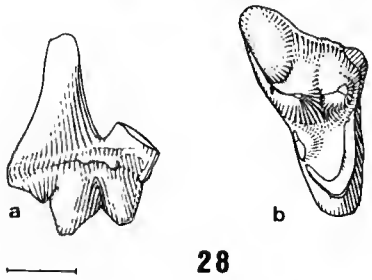


FIG. 28. — Cf. *Proviverra*. M^1 droite, La Bouffie (LBF 89), vues labiale (a) et occlusale (6). Échelle = 2 mm.

C'est avec la M^2 de *Proviverra typica* d'Egerkingen γ que cette dent présente le plus d'affinités par ses proportions, l'orientation du métastyle, les cônes peu comprimés mais ce sont aussi des caractères plésiomorphes. Aussi, malgré un très bon état de conservation, nous rapportons provisoirement ce matériel à *Proviverra* en attendant que du matériel complémentaire permette d'infirmer ou de confirmer ce rapprochement. Rappelons que la présence d'un Proviverriné de taille inférieure à celle d'*Allopterodon minor* dans les Phosphorites du Quercy avait déjà été signalée par LANGE-BADRÉ (1979), sous le nom de *Prototomus*? cf. *minor*, pour une mandibule incomplète.

CONCLUSIONS

Dans l'état actuel des connaissances, cinq espèces de Proviverrinés sont représentées dans des gisements des Phosphorites du Quercy, datant des niveaux MP 16 et MP 17. Dans chaque site, les effectifs peu abondants permettent de dénombrer une population d'individus de l'ordre de quelques unités (moins d'une dizaine). Après plus d'un siècle de recherches, quel que soit la méthode de collecte pratiquée, le nombre peu élevé de spécimens fait douter de l'importance numérique des populations de Proviverrinés dans la région, au Bartonien supérieur et au Ludien inférieur. Dans ces conditions, les études biométriques ont une portée limitée. Pour les deux espèces les mieux documentées, *Cynohyaenodon cayluxi* et *Allopterodon minor*, on constate que les variations de taille sont faibles. Trois facteurs peuvent rendre compte de ce manque d'amplitude :

TABLEAU III. — Récapitulatif des espèces de Proviverrinés présentes dans les niveaux repères MP 16 et MP 17 des Phosphorites du Quercy. + : espèce décrite et figurée; m : espèce mentionnée dans RÉMY *et al.*, 1987.

	TAXONS / LOCALITES	*Paracynohyanodon schlosseri*	*Cynohyaenodon cayluxi*	*Allopterodon minor*	*Allopterodon bulbosus*	cf. *Proviverra*
MP 17 Fons 4	Perrière				+	
	Salème			+		
	Les Clapiès	+	+	+		
	La Bouffie	m	+	+		+
MP 16 Robiac	Lavergne	m	+	+		
	Le Bretou	+		+		

1 — *La proximité temporelle*

Les spécimens décrits précédemment proviennent de six localités quercynoises (tabl. III), corrélées par leurs associations fauniques aux niveaux de MP 16 et MP 17 dont les localités de références sont Robiac et Fons 4, hors du Quercy.

Selon F. LÉVÊQUE (1987), l'intervalle de temps séparant les bases des deux niveaux repères serait de l'ordre de 1,5 MA. Entre le gisement le plus ancien et le plus récent, il a pu s'écouler 2,5 MA maximum. Comment les sites du Quercy se placent-ils par rapport aux niveaux repères? En l'absence de données sur l'évolution des autres taxons dans chaque localité, un embryon de réponse peut être apporté. La probabilité que deux ou plusieurs gisements soient contemporains est assurément faible mais on ne peut pas écarter l'éventualité d'un

recouvrement plus ou moins partiel des durées des dépôts fossilifères. Lavergne et Le Bretou en apportent la preuve avec *Allopterodon minor*. La position périphérique fréquente des spécimens de La Bouffie sur les diagrammes permet seulement d'en déduire que Lavergne et Le Bretou sont plus proches l'un de l'autre qu'ils ne le sont de La Bouffie. Il n'en demeure pas moins que le temps qui s'est écoulé entre Lavergne-Le Bretou et Perrière a pu varier entre quelques centaines de milliers d'années et 1 MA d'après la biomagnétostratigraphie (LÉVÊQUE, 1987).

2 — *La proximité géographique*

Les six localités sont actuellement distantes de quelques dizaines de kilomètres et, depuis l'Éocène moyen, leurs distances relatives n'ont pas varié. Par conséquent, on peut considérer que les populations de Proviverrinés ont occupé dans la région, à l'Éocène moyen et supérieur, des territoires suffisamment proches les uns des autres pour qu'elles se soient trouvées en contact. L'absence d'isolement a favorisé le brassage génique et les pressions de sélections n'ont pas pu s'exercer de façon durable. On observe une intergradation des caractères, dont la taille, d'une population à l'autre. Dans de telles conditions les échantillons des différents sites (si tant est que l'on puisse parler d'échantillon quand le nombre d'individus est aussi faible!) sont des tirages aléatoires dans des populations panmictiques.

3 — *Une vitesse d'évolution lente, caractéristique des Hyaenodontidés*

Elle se traduit au niveau de la denture par une morphologie relativement stable et de faibles variations de taille. Pour la première fois, ce processus peut être calibré chez un Proviverriné européen. Chez *Allopterodon minor*, la longueur de M_1 diminue de 3 % environ entre Lavergne et La Bouffie et de 7,5 % entre La Bouffie et Salème, soit une variation globale de 10,5 % pour 2,5 à 3 MA. De même, la longueur de M_3 accuse une variation positive de près de 9 % entre Lavergne et La Bouffie. Si on admet que la différence d'amplitude entre M_1 et M_3 peut aussi tenir en partie à leur ordre d'éruption au cours de la croissance et à leur place dans la rangée dentaire, l'évolution de la taille des molaires d'*Allopterodon* est insignifiante. Dans un cas comme dans l'autre, les variations sont nettement inférieures à celles observées dans les populations de Carnivores actuels.

Des facteurs écologiques peuvent également avoir joué mais aucun n'exclut les autres. Au contraire il est probable que l'on est devant le résultat de leur conjonction.

Rappelons que la présence d'*Allopterodon* et de *Proviverra* (sous réserves de confirmation, pour cette dernière), aux côtés de *Cynohyaenodon*, établit une continuité d'ordre générique avec les niveaux repères antérieurs comme Geiseltal (MP 13) et Egerkingen α et β (MP 14).

Peu à peu, grâce au développement des recherches méthodiques, la plupart des Proviverrinés décrits autrefois (FILHOL, 1873, 1877 ; MARTIN, 1906), en dehors de tout contexte stratigraphique, est localisée et replacée dans des associations fauniques caractéristiques. Après *Allopterodon minor* retrouvé à Salème (LANGE-BADRÉ, 1979), voici maintenant le tour de *C. cayluxi*, *P. schlosseri* et *A. bulbosus* dont le matériel nouveau a permis de préciser les caractères spécifiques et les diagnoses. En effet, l'état de conservation de ce matériel est remarquable, quel que soit son gisement d'origine. Dents déciduales fréquentes, cuspides non émoussées, crêtes

acérées, facettes d'usure peu apparentes dénotent l'appartenance à de jeunes individus, ainsi qu'un transport *post mortem* peu important. Il y a là une complémentarité évidente avec les spécimens usés des anciennes collections (en particulier les holotypes) ayant appartenu à des adultes âgés. Or selon le degré d'usure, certains caractères dentaires s'apprécient différemment, comme la hauteur des cuspides et leurs proportions relatives.

Enfin, d'après le tableau III, la répartition des espèces n'est pas uniforme dans les cinq gisements. Les variations observées peuvent être inhérentes soit à des lacunes dans le matériel fossile récolté jusqu'à maintenant (bien que les méthodes de collecte de plus en plus fines et fiables rendent cette éventualité peu crédible), soit à des exigences écologiques propres à chaque espèce. Cette dernière hypothèse semble particulièrement appropriée pour rendre compte de l'absence de *C. cayluxi* au Bretou alors que cette espèce est endémique pour le Quercy.

Lavergne et La Bouffie ont en commun non seulement les Proviverrinés mais aussi une dizaine d'autres espèces de Mammifères (Crochet *et al.*, 1989). Ceci pourrait amener à considérer la position relative de La Bouffie plus proche de celle de Lavergne, compte tenu de ce qui a été dit précédemment à propos de la proximité temporelle des différentes localités.

A la différence d'*Allopterodon minor*, *A. bulbosus* présente une répartition spatio-temporelle réduite mais sa présence à Robiac dans une aire géographique plus méridionale suggère l'éventualité d'une arrivée plus tardive dans le Quercy.

Quant à Salème, ce site a été peu exploité et il est loin d'avoir livré toutes les informations sur son association faunique. Malheureusement il ne sera pas aisé de remédier à cette situation, en raison des risques d'éboulements que présente ce gisement.

En définitive, il ne semble pas que la limite Bartonien-Ludien (MP 16-MP 17) représente un événement dans l'évolution des Proviverrinés *Paracynohyaenodon schlosseri*, *Cynohyaenodon cayluxi*, *Allopterodon minor*. C'est au cours de la MP 17 que les nouveautés vont se manifester avec la présence des premières espèces de *Hyaenodon* (Fons 4, Salème...) et de *Allopterodon bulbosus* dont l'évolution ne pourra être précisée qu'à partir d'un matériel plus abondant, bien calé stratigraphiquement.

Remerciements

B. Lange-Badré remercie M. Bedrossian, Carrenco, Lamaud, Mathis et Vidalenc qui par leurs patientes recherches, leur travail et leur collaboration ont contribué à la réalisation de ce travail.

Que le Dr B. Engesser du Naturhistorisches Museum, Bâle et M. L. Ginsburg, sous-directeur au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), trouvent ici l'expression de sa reconnaissance pour lui avoir faciliter l'accès aux collections dont ils ont la charge.

Les dessins sont de C. Mathis.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Crochet, J. Y., 1988. — Marsupiaux, Créodontes et Fissipèdes. *In* : Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, T. & G., France) et sa faune de vertébrés de l'Éocène supérieur. *Palaeontographica*, Abt. A, **205** : 51-67.

CROCHET, J. Y., J. L. HARTENBERGER, J.-Cl. RAGE, J. A. RÉMY, B. SIGÉ, J. SUDRE et M. VIANEY-LIAUD, 1981. — Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la Grande Coupure, découvertes dans les Phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, C, (3) : 245-266.

FILHOL, H., 1873. — Sur les vertébrés fossiles trouvés dans les dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *Bull. Soc. philomath. Paris*, **10** : 85-89.

— 1877. — Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Étude des fossiles qu'on y rencontre et plus spécialement des Mammifères. *Ann. Sc. géol.*, Paris, **8** (1) : 340 p.

HARTENBERGER, J. L., B. SIGÉ et J. SUDRE, 1974. — La plus ancienne faune de mammifères du Quercy : Le Bretou. *Palaeovertebrata*, **6** (3-4) : 177-196.

HOFFSTETTER R., J.-Cl. RAGE, C. MOURER-CHAUVIRÉ, J. Y. CROCHET, B. SIGÉ, J. L. HARTENBERGER, M. GODINOT, J. SUDRE, J. A. RÉMY et S. LEGENDRE, 1988. — Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn & Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Éocène supérieur. *Palaeontographica*, Abt. A, **205** : 189 p.

LANGE-BADRÉ, B., 1979. — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. *Mém. Mus. natl. Hist. nat., Paris*, série C, **42** : 260 p.

— 1984. — *Hurzelerius torvidus* (Van Valen) nouveau genre de Créodontes (Mammalia) du Bartonien inférieur d'Egerkinen (Suisse) en remplacement de *Prototomus*? *torvidus* Van Valen. *C. r. Acad. Sci., Paris*, II, **299** : 739-742.

LÉVÊQUE, F., 1987. — Contribution à l'établissement d'une « biomagnétostratigraphie » de l'Oligocène continental européen. Mém. DEA Paléontologie, Univ. P. & M. Curie : 70 p.

MARTIN, R., 1906. — Revision der obereocaenen und unteroligocaenen Creodonta Europas. *Rev. suisse Zool.*, **14** : 405-600.

MATHIS, C., 1985. — Contribution à la connaissance des Mammifères de Robiac (Éocène supérieur) : Creodonta et Carnivora. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris., **7**, sect. C, (4) : 305-326.

RÉMY, J. A., J. Y. CROCHET, B. SIGÉ, J. SUDRE, L. DE BONIS, M. VIANEY-LIAUD, M. GODINOT, J. L. HARTENBERGER, B. LANGE-BADRÉ et B. COMTE, 1987. — Biochronologie des Phosphorites du Quercy : mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *In* : International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene (N. SCHMIDT-KITLER edit.). *Munchner. Geowiss. Abh.*, A, **10** : 169-188.

VAN VALEN, L., 1965. — On some european Proviverrini (Mammalia, Deltatheridia). *Paleobiology*, **85** : 634-665.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris 4e sér., **14**, 1992,
section C, n° 2 : 185-203.

Paschatherium marianae, un nouveau Condylarthra de Silveirinha, Éocène inférieur du Portugal

par Carmen ESTRAVÍS et Donald E. RUSSELL

Résumé. — *Paschatherium marianae*, une nouvelle espèce de Condylarthra du gisement de Silveirinha (Sparnacien inférieur du Portugal) est décrite. La petite taille, l'acuité relative des cuspides de ses molaires et le développement du paraconide situent *P. marianae* à un niveau moins spécialisé que *P. plaziati*, *P. dolloi* et *P. russelli* ; ceci pourrait traduire la grande ancienneté de la forme de Silveirinha, qui serait suivie par celles de Dormaal et de Fordones, le gisement de Rians étant le plus jeune. Le genre *Paschatherium* est ici l'objet d'une révision générale, laquelle renforce notre opinion que ce taxon, et ceux qui lui sont apparentés, ne présentent pas les caractères qui permettraient d'en faire des Insectivores plutôt que des Condylarthres.

Mots clefs. — *Paschatherium*, Condylarthra, Éocène, Silveirinha, Portugal.

Abstract. — *Paschatherium marianae*, a new species of condylarth from the locality of Silveirinha (early Sparnacian of Portugal) is described. The small size, the relative acuity of its molar cusps and the development of the paraconid place *P. marianae* at a less specialized level than *P. plaziati*, *P. dolloi* and *P. russelli* ; this could indicate a greater age for the Silveirinha form, which would be followed in time by the *Paschatherium* species from Dormaal and from Fordones, with the species from Rians being the youngest. The genus *Paschatherium* is the object here of a general revision, which reinforces our opinion that this taxon, as well as those that are related, does not present the characters which would allow it to be considered an insectivore rather than a condylarth.

Key words. — *Paschatherium*, Condylarthra, Eocene, Silveirinha, Portugal.

C. ESTRAVÍS, *Boursière de l'INIC, Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da U. N. L. ; Quinta da Torre, 2825 Monte de Caparica, Portugal.*

D. E. RUSSELL, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France.*

INTRODUCTION

Le gisement de Silveirinha, qui se situe à une trentaine de kilomètres de Coimbra, fut découvert par le Pr. R. PENA DOS REIS (Universidade de Coimbra, Portugal) en 1977 et la première liste faunique a été publiée en 1981 (ANTUNES, 1981 ; ANTUNES et RUSSELL, 1981). Depuis janvier 1986, cette faune a fait l'objet d'études approfondies qui se sont traduites par des modifications de la liste originale et qui ont accru nos connaissances de la faune mammalienne de l'Éocène inférieur européen. Quelques nouveaux taxons sont déjà publiés (*Microhyus reisi* Antunes, Estravis et Russell, 1987 ; *Diacodexis antunesi* Estravís et Russell,

1989 ; et *Russellmys denisae* Estravís, 1990), dont le trait commun est leur caractère primitif, caractère qui témoigne de la situation stratigraphique du gisement très bas dans l'Éocène. Les études se poursuivent actuellement et constituent le sujet de la thèse de doctorat en préparation de C. Estravís.

Toute la collection des fossiles appartient au « Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da U.N.L. (INIC) » ; les sigles SV1, SV2 et SV3 correspondent à trois points distincts de récolte sur le gisement de Silveirinha.

SYSTÉMATIQUE

Ordre CONDYLARTHRA Cope, 1881

Famille Hyopsodontidae Trouessart, 1879

Genre **PASCHATHERIUM** Russell, 1964

Paschatherium marianae n. sp.

Spécimen-type : SV3-185, fragment de mandibule gauche avec M_{1-3} (coll. Silveirinha CEPUNL) ; pl. I, 2.

Matériel attribué : 32 spécimens représentant toutes les molaires supérieures et inférieures, les troisième et quatrième prémolaires supérieures et inférieures, et la quatrième prémolaire de lait supérieure et inférieure (tabl. 1). 32 autres fragments appartiennent aussi à ce taxon (SV1-67, 74, 133, 147, 79, 82 et 170 ; SV2-30, 31, 21, 9, 10, 8 et 14 ; SV3-18, 19, 251, 283, 266, 587, 209, 575, 583, 584, 585, 586, 214, 579, 580, 165, 576 et 284).

Mesures : voir tableau 1.

Gisement-type : Silveirinha (Baixo Mondego), Portugal.

Stratigraphie : Éocène inférieur (Sparnacien inférieur).

Diagnose : Petite espèce de *Paschatherium* aux dents peu renflées et cuspides relativement aiguës ; trigonide des molaires inférieures court antéro-postérieurement ; paralophide rectiligne. Molaires supérieures étroites (antéro-postérieurement) du côté lingual.

Diagnose différentielle : *Paschatherium marianae* diffère de *P. russelli* Godinot, 1978 par ses dents de taille beaucoup plus petite, moins robustes et munies de tubercules plus pointus ; le trigonide est plus court par rapport au talonide, plus triangulaire et le paralophide est plus rectiligne ; les molaires supérieures sont plus étroites du côté lingual, sans cingulum lingual et le parastyle de la M^2 est généralement plus développé et en position plus antéro-labiale.

Paschatherium marianae diffère de *P. dolloi* (Teilhard de Chardin, 1927) par ses dents généralement plus petites, moins robustes avec des tubercules moins bunodontes, et plus pointus ; les molaires inférieures et la P_4 possèdent un trigonide plus court par rapport au talonide, un paralophide plus rectiligne et un petit paraconide plus distinct ; chez *P. dolloi* il n'y a pas de véritable paraconide mais un paralophide qui s'élargit antérieurement en une sorte de méplat antérieur ; la P^4 de *P. marianae* (sauf la

SV3-12) et les molaires supérieures sont plus étroites antéro-postérieurement du côté lingual ; celles-ci possèdent une postmétaconule-crista plus ou moins développée (chez *P. dolloi* elle est absente sauf sur un seul spécimen, OM 22) ; le parastyle est, généralement, plus développé et orienté plus antéro-labialement ; enfin le contour des M^2 et M^3 tend à être moins arrondi, plus triangulaire.

Paschatherium marianae diffère, enfin, de *P. plaziati* Marandat, 1989 par ses dents inférieures à trigonide plus court, plus triangulaire, limité par un paralophide plus rectiligne qui se termine par un très petit paraconide, sans constituer un véritable méplat antérieur ; les molaires supérieures de Silveirinha ont tendance à être plus étroites du côté lingual, plus allongées labio-lingualement ; le métaconule n'est pas dédoublé, et il est moins conique et plus petit ; le parastyle est plus développé et en situation plus antéro-labiale.

Description

On peut identifier tous les éléments des deux séries dentaires supérieures et inférieures dans la population de *Paschatherium* de Silveirinha. L'échantillon SV3-210 (pl. I, 1) porte les P_{3-4} et les alvéoles de P_2. Sous la P_4 il est possible d'apercevoir le début du sillon qui menait au trou mentonnier, lequel aurait été situé sous la partie antérieure de M_1. La P_4 est une dent molarisée avec métaconide bien développé et paraconide petit ; le talonide est aussi large que le trigonide et les hypoconide et entoconide sont peu coniques et peu distincts en formant une paroi postérieure haute ; l'hypoconulide n'est pas évident. M_1 et M_2 (pl. I, 2) sont presque rectangulaires tandis que M_3 est triangulaire ; la M_2 est plus grande que la M_1 et la M_3 est la plus petite ; le trigonide est aussi large que le talonide sur la M_1 [sauf chez SV3-341 ; (pl. I, 5)], aussi large [SV1-171 (pl. III, 2) et SV3-17 (pl. III, 1)] ou plus large [SV3-185 (pl. I, 2)] sur la M_2 et, enfin, plus large sur la M_3. Ces molaires possèdent des cuspides subconiques et aiguës. Le trigonide est, généralement, triangulaire et très court ; il est limité par un paralophide rectiligne terminé par un très petit paraconide, proche du métaconide [sur SV1-39 (pl. I, 4), le paraconide est mieux individualisé]. Le trigonide SV2-6, plus étroit que celui de la P_4 et avec paraconide et cingulum antérieur plus développés, pourrait représenter une DP_4.

On observe une certaine variabilité dans les dents inférieures en ce qui concerne la taille et les cuspides du talonide. Par la taille on peut grouper les dents en deux ensembles : l'un (SV3-185, SV3-17, SV3-465, SV3-571, SV3-582 et SV3-581) avec des dents petites et l'autre (SV3-210, SV1-171, SV3-341, SV1-39 et SV2-6) avec des dents un peu plus grandes. En ce qui concerne les cuspides du talonide, la SV1-171 possède, en vue occlusale, un entoconide et un hypoconide plus crestiformes que ceux de SV3-17 (où ces cuspides ont une base plus conique), et un hypoconulide plus petit (pl. III, 1 et 2). Ces caractères et la taille plus grande rapprochent la SV1-171 de la SV3-341 mais, malheureusement, cette dernière est incomplète. Le talonide de ces dents rappelle celui du genre *Adapisorex*, mais la comparaison avec *A. abundans* de Walbeck et *A. gaudryi* de Cernay montre que le trigonide des deux dents de Silveirinha est très différent (plus court, avec un paraconide beaucoup moins antérieur et un paralophide presque rectiligne, d'autant que chez *Adapisorex* le paraconide est plus antérieur et le paralophide décrit un angle supérieur à 90°).

Nous avons recherché une distinction morphologique entre les dents les plus grandes et les plus petites, pour savoir s'il s'agit de deux populations distinctes. En effet la P_4 SV3-210 semble avoir un talonide (il manque une partie de l'émail à la suite de l'érosion chimique et de l'usure) de taille et de morphologie plus semblables à celles des molaires les plus grandes (entoconide et hypoconide crestiformes, hypoconulide presque absent). La SV1-39 (M_3) possède aussi un

TABLEAU 1. — Mesures (en mm) des dents de *Paschatherium marianae* n. sp. (est. = mesure estimée).

Code	dent	Long	larg.
SV2-6	DP/4 g.	–	–
SV3-210	P/3-4 d.	P/3 1.50	0.75
		P/4 1.75	1.08
SV3-185	M/1-3 g.	M/1 1.42	1.12
(Type)		M/2 1.42	1.24
		M/3 1.33	–
SV3-17	M/1-2 g.	M/1 1.33	1.08
		M/2 1.42	1.17
SV3-582	M/1(?) d.	–	est.0.92
SV3-341	M/1 d.	1.83	1.25
SV1-171	M/2 d.	1.67	1.08
SV3-581	M/2 g.	est.1.42	1.08
SV1-39	M/3 g.	est.1.72	est.1.17
SV3-465	M/3 d.	1.42	1.00
SV3-571	M/3 g.	1.42	0.96

Code	dent	Long.	larg.
SV1-146	P3/ d.	–	–
SV3-12	P4/ g.	est. 1.33	1.83
SV3-339	P4/ d.	1.46	1.87
SV3-75	P4/ g.	1.67	2.08
SV3-14	DP4/ d.	1.79	1.72
SV3-15	M1/ d.	1.79	2.17
SV3-24	M1/ d.	1.38	1.83
SV3-578	M1/ g.	est. 1.37	est. 1.92
SV2-11	M1/(2?)d	–	est. 1.67
SV2-34	M1/(2?)d	est. 1.17	est. 1.58
SV2-33	M2/ g.	est. 1.58	2.08
SV2-22	M2/ d.	1.50	2.00
SV3-164	M2/ d.	1.55	2.17
SV3-16	M2/ d.	1.58	2.25
SV3-577	M2/ d.	est. 1.62	est. 2.25
SV3-319	M2/(?)g.	est. 1.29	est. 1.83
SV3-13	M2-3/ g.	M2/ 1.67	2.33
		M3/ 1.08	2.00
SV3-569	M3/ d.	0.96	1.67
SV3-182	M3/ g.	1.08	1.50
SV3-183	M3/ g.	0.83	1.58
SV1-162	M3/ d.	–	–

TABLEAU 2. — Variabilité des mesures (en mm) des dents de *P. marianae* ; M : moyenne ; S d : écart-type et V : coefficient de variation.

		n	min.- max.	M	S d	V
M/1	Long	3	1,33-1,83	1,53	0,27	17,65
	larg	3	1,08-1,25	1,15	0,09	7,83
M/2	Long	4	1,42-1,67	1,48	0,13	8,78
	larg	4	1,08-1,24	1,14	0,08	7,02
M/3	Long	4	1,33-1,72	1,47	0,17	11,56
	larg	3	0,96-1,17	1,04	0,11	10,58
P4/	Long	3	1,33-1,67	1,49	0,17	11,41
	larg	3	1,83-2,08	1,93	0,13	6,74
M1/	Long	4	1,17-1,79	1,43	0,26	18,18
	larg	5	1,58-2,17	1,83	0,23	12,57
M2/	Long	7	1,29-1,67	1,54	0,12	7,80
	larg	7	1,83-2,33	2,13	0,17	7,98
M3/	Long	4	0,83-1,08	0,99	0,12	12,12
	larg	4	1,50-2,00	1,69	0,22	13,02

hypoconulide petit [par rapport à celui de la petite SV3-571 (pl. I, 3)], ce qui donne au talonide une forme plus en U que sur les petites M_3. Néanmoins, le trigonide des dents les plus grosses rappelle celui des petites, sauf au niveau du paraconide qui paraît plus grand dans la grande forme.

Les P^4 sont des dents submolariformes avec un parastyle puissant et antérieur au paracingulum ; elles ont un petit hypocône et des conules bien formés ; le métacône, bien développé sur deux échantillons, est incomplet sur la SV3-75 mais semble avoir été petit ; la postmétaconule-crista est vigoureuse. La SV3-12 (pl. II, 2) est plus large antéro-postérieurement du côté lingual, avec un hypocône plus grand et un métacône plus grand et pointu.

Les molaires supérieures (pl. II, 3 et 4) possèdent des tubercules relativement aigus, des conules bien développés, un hypocône grand et très lingual et un protocône situé près du milieu de la dent. La forme subtriangulaire dérive de l'étroitesse linguale et, sur la plupart des échantillons, de l'allongement labial dû au développement du parastyle. Les molaires supérieures montrent, comme les inférieures, une grande variabilité de taille (voir les petits échantillons SV2-11 et SV2-34, et la grande molaire SV3-579) et quelque variabilité morphologique. Un caractère important est celui de la postmétaconule-crista. Cette crête est variable sur les dents de Silveirinha : elle est accentuée et relie le métaconule à la région métastylaire sur SV3-13, 24, 319, 578 et SV2-22 ; elle est moins accentuée et s'arrête au cingulum postérieur sur SV2-33, 34, SV3-16, 577 et 164 ; enfin elle est absente sur la M^1 SV3-15 (pl. III, 3, 4 et 5).

La seule DP^4 (pl. II, 5) possède aussi des tubercules et conules aigus, un hypocône bien formé, un parastyle développé et une postmétaconule-crista accentuée et reliée à la région métastylaire.

En plus des 32 échantillons figurés dans le tableau, nous possédons 32 autres fragments. L'ensemble des 64 échantillons se divise en 14 éléments inférieurs et 50 éléments supérieurs, ce qui constitue un rapport inhabituel dans une faune fossile où, normalement, ce sont les dents inférieures qui dominent (fig. 1).

Biométrie

Le petit nombre d'échantillons n'a pas permis une analyse biométrique précise de la population de *P. marianae*. A partir des mesures de la longueur et de la largeur maximales des dents (y compris les mesures estimées), les valeurs des moyennes, des écart-types et des coefficients de variation ont été calculées (tabl. 2). Des diagrammes de dispersion et les droites de régression correspondantes (figs. 2 à 4) sont présentés, en fonction de la longueur et de la largeur de chaque type dentaire, représenté au minimum par trois échantillons (sauf pour les M_2 et M^3, lesquelles possèdent des valeurs de r très basses). Les coefficients de corrélation ont été calculés.

La plupart des valeurs des coefficients de variation sont assez élevées surtout en ce qui concerne la longueur des M^1 et M_1, qui sont normalement les dents les moins variables chez la plupart des Mammifères (Gingerich, 1974). Ces valeurs peuvent suggérer l'existence de deux espèces ; néanmoins, les trois mesures de la longueur des M_1 et les quatre mesures de celle de M^1 (y compris deux mesures estimées) sont vraiment peu significatives. En comparant les coefficients de variation pour les molaires supérieures et inférieures et pour la P^4 de *P. marianae*

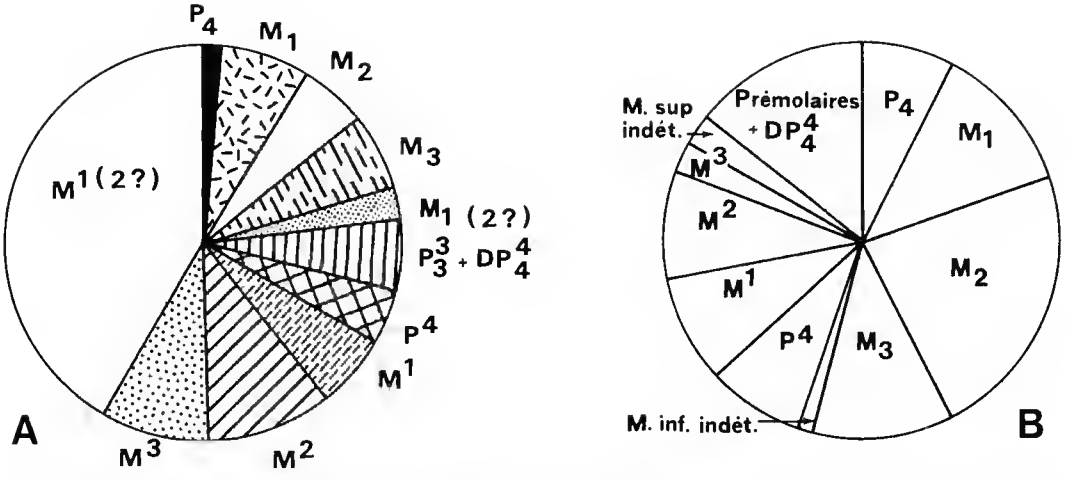


FIG. 1 — A : Abondance relative des dents de *Paschatherium marianae* à Silveirinha. B : Abondance relative des dents de *Paschatherium dolloi* à Dormaal *(in* DENYS et RUSSELL, 1981).

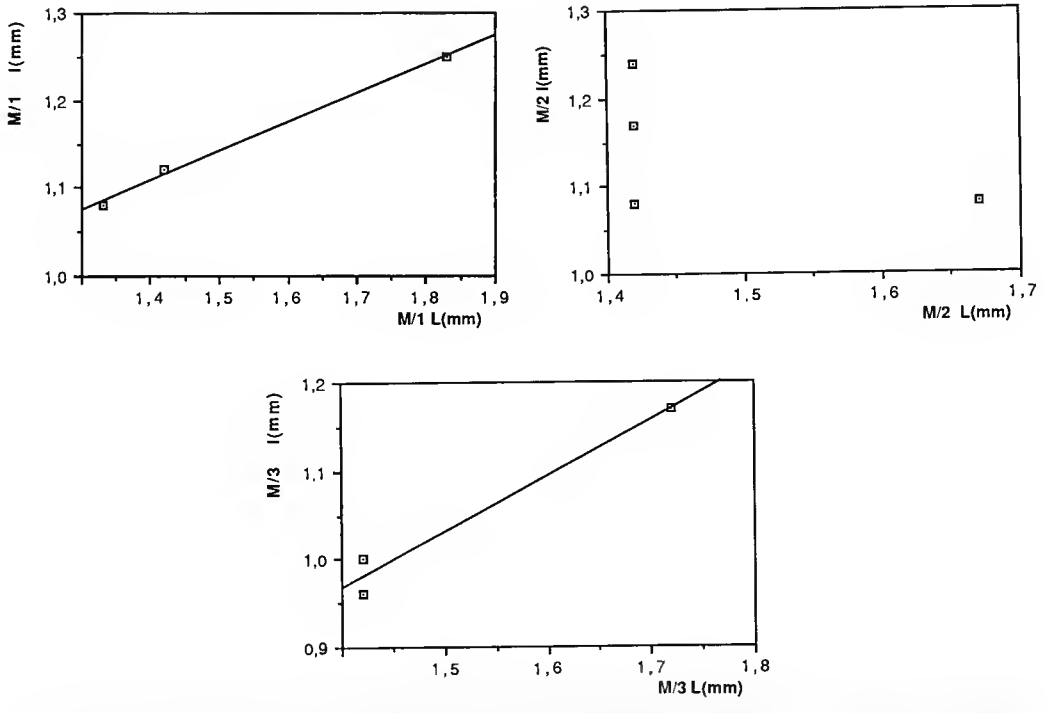


FIG. 2. — Diagrammes de dispersion et droites de régression correspondantes (des M_1 et M_3) de *P. marianae*. Les coefficients de corrélation sont : $r_1 = 1.00$, $r_2 = -0.54$ et $r_3 = 0.98$ pour les M_1, M_2 et M_3 respectivement.

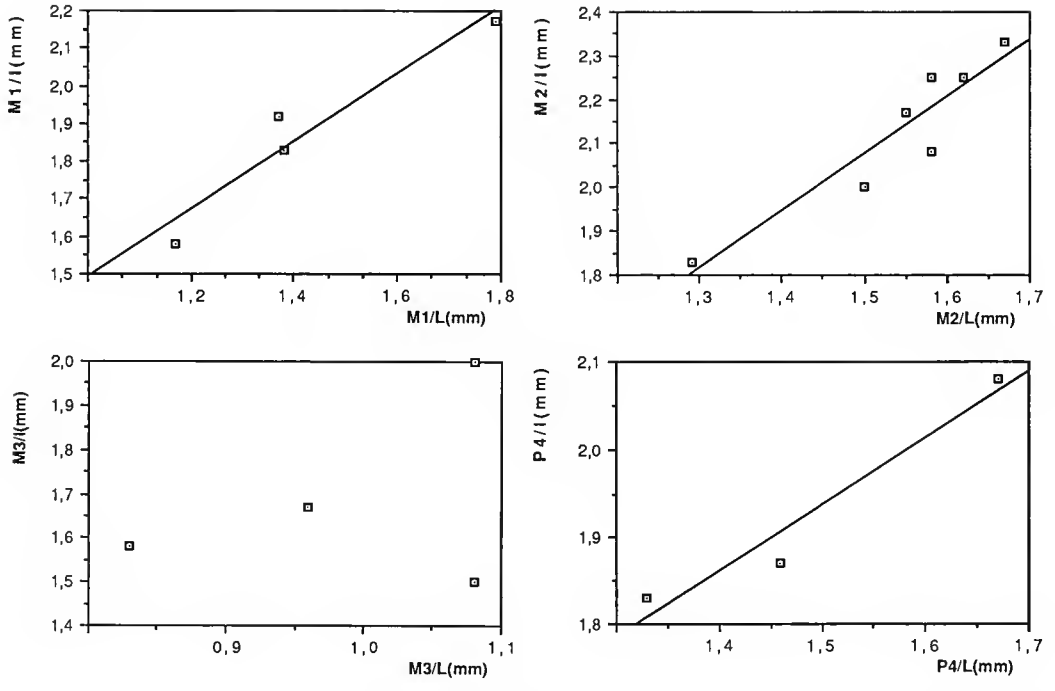


FIG. 3. — Diagrammes de dispersion et droites de régression correspondantes (des M^1 et M^2) de *P. marianae* (les coefficients de corrélation sont : $r^1 = 0.96$ et $r^2 = 0.93$ et $r^3 = 0.37$ pour les M^1, M^2 et M^3 respectivement et des P^4 de *P. marianae* (coefficient de corrélation $r^4 = 0.97$).

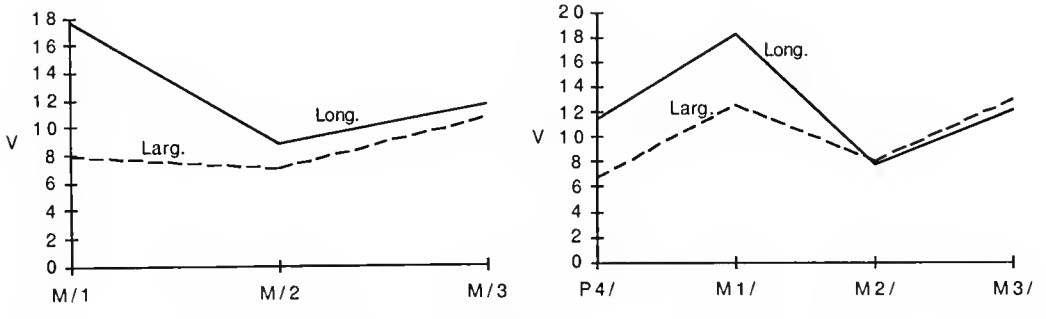


FIG. 4 — Diagrammes des valeurs des coefficients de variation des longueurs et des largeurs des dents de *P. marianae*.

et de *P. dolloi* (*in* DENYS et RUSSELL, 1981), on observe une plus grande variation dans la population de Silveirinha. Cependant, le nombre d'échantillons mesurés de *P. marianae* (30 dents), qui est faible par rapport aux 413 de *P. dolloi*, semble insuffisant pour conclure que la population de Silveirinha est plus variable, du point de vue de la taille, que celle de Dormaal.

Les coefficients de corrélation, même si peu significatifs, montrent une forte corrélation linéaire entre les valeurs de la longueur et de la largeur pour toutes les dents, sauf en ce qui concerne la M^3 et la M_2, où la variation de la longueur n'est pas proportionnelle à celle de la largeur. Dans ces dernières, la corrélation linéaire est tellement basse qu'elle ne justifie pas le tracé de droites de régression. Les M^3 sont assez variables chez les Mammifères : la très basse valeur de r des quatre uniques échantillons est donc, peut-être, admissible. En ce qui concerne la M_2, la largeur est, anormalement, plus grande sur l'échantillon le plus court (SV3-185), et plus petite sur l'échantillon le plus long (SV1-171), ce qui justifie le coefficient de corrélation négatif. La très basse corrélation longueur/largeur des quatre M_2 (avec seulement trois pièces complètes) montre quelque variation ; cependant, le petit échantillonnage ne permet pas de conclusions sûres (ces dents peuvent, à la rigueur, représenter la variation maximum et minimum de l'espèce).

Enfin, l'échantillonnage peu nombreux, et l'incorporation de quelques mesures estimées, rendent cette analyse insuffisante pour obtenir des conclusions précises sur la variabilité de la taille de *P. marianae*, ainsi que pour déterminer si cette variabilité est acceptable dans le cadre des variations intraspécifiques.

COMPARAISONS

Le *Paschatherium* de Silveirinha se distingue de *P. dolloi* et *P. russelli* par sa taille plus petite ; par rapport à *P. plaziati*, la taille de *P. marianae* est proche ou légèrement inférieure. Cette petitesse s'accompagne d'une certaine gracilité des dents avec des cuspides plus pointues. *P. marianae* se distingue aussi, au niveau des molaires inférieures, par le trigonide plus court par rapport au talonide et par le paralophide plus oblique et rectiligne, ce qui rend le trigonide plus triangulaire (en vue occlusale) qu'il ne l'est dans les autres espèces. Sur la P^4 et les molaires supérieures, la moitié linguale de la dent est plus étroite antéro-postérieurement par rapport à la moitié labiale.

P. marianae diffère aussi de *P. russelli* par l'absence de cingulum lingual et par le parastyle de sa M^2, généralement plus développé et dirigé plus antéro-labialement.

La P_4 de *P. marianae* possède un trigonide plus court par rapport au talonide que celle de *P. dolloi* et le paraconide y est plus renflé, plus antérieur et plus isolé. Chez *P. dolloi* il n'existe pas de véritable paraconide mais une sorte de méplat antérieur ; ce même caractère (paraconide crestiforme) se retrouve également sur les molaires inférieures de *P. dolloi*. Chez *P. dolloi*, la paroi postérieure du trigonide de P_4 est rarement plus oblique (DO-7-GI) que chez la forme de Silveirinha. Le paralophide des molaires inférieures de *P. marianae* s'étend parfois plus loin lingualement que chez *P. dolloi*. La DP^4, SV3-14, ressemble à celles identifiées pour *P. dolloi* mais, outre les différences générales, elle se distingue aussi par la présence d'une forte métaconule-crista. Sur les molaires supérieures de *P. marianae* la métaconule-crista est développée de façon variable (mais absente seulement sur la SV3-15), tandis qu'elle est toujours absente sur les molaires supérieures de *P. dolloi*, sauf sur un seul spécimen (OM-22). Autre

distinction, le parastyle est généralement plus développé et dirigé plus antéro-labialement, ce qui donne au côté labial des M^2 et M^3 de Silveirinha une direction plus oblique ; le contour des dents supérieures de *P. marianae* est, le plus souvent, moins arrondi et plus triangulaire (résultat de la présence du parastyle et du rétrécissement lingual). Sur la M^3 des deux espèces, la taille et la morphologie sont très variables, surtout en ce qui concerne le métacône et le développement du parastyle. La variabilité dans les deux espèces fait qu'il est possible de trouver des dents assez semblables, aussi bien parmi les dents supérieures que parmi les inférieures.

La population de *Paschatherium* de Silveirinha est très proche de celle de *Paschatherium* cf. *dolloi* de Rians. Néanmoins, de petits détails différencient les deux populations (trigonide plus étroit antéro-postérieurement avec paralophide plus rectiligne, et tendance des molaires supérieures à être plus étroites lingualement à Silveirinha). De toutes façons la similitude entre ces deux espèces est plus grande qu'avec *P. dolloi* : notamment la postmétaconule-crista existe sur presque tous les échantillons de Rians (voir par exemple la ressemblance entre SV2-33 et RI 156 ; entre SV3-15 et RI 233 et RI 386 ; entre SV1-39 et RI 288 ; et entre SV3-571 et RI 330).

L'espèce *P. plaziati* de l'Éocène inférieur de Fordones est différente de celle qui habitait à Silveirinha, bien que quelques caractères (postmétaconule-crista ; molaires inférieures étroites et allongées, avec tubercules peu renflés et pointus) soient partagés par les deux espèces. Les différences concernent la P_3 à protoconide nettement plus court et presque tubulaire, contrastant avec celui de la P_3 de *P. plaziati*, beaucoup plus étalé antéro-postérieurement. Le talonide de SV3-210 étant assez usé, il n'est pas possible de comparer les deux espèces à cet égard. La P_4 (SV3-210), un peu plus courte et moins étroite que FDN 71, diffère surtout de cette dernière au niveau du paraconide et, peut-être, des cuspides du talonide (mais ces dernières sont usées sur SV3-210) ; le paraconide de FDN 71 est plus crestiforme et limite un méplat antéro-postérieur qui s'ouvre labialement et lingualement sans liaison avec les autres cuspides du trigonide ; par contre, sur SV3-210, le trigonide de P_4 est plus court, le paraconide plus cuspidé, et le méplat plus étroit ; en outre le paraconide se relie au protoconide par le paralophide, donc le trigonide ne s'ouvre pas labialement ; les trois cuspides du talonide sont endommagées sur SV3-210, ce qui empêche leur comparaison ; enfin la crista obliqua est plus labiale chez l'espèce de Silveirinha. La comparaison des M_1 (SV3-185 et SV3-17) avec le type FNR 165, montre que, chez les premières, le trigonide est aussi large que le talonide, et il est plus court, limité par un paralophide plus rectiligne qui se termine par un très petit paraconide proche du métaconide ; il n'y a pas de méplat comme sur FNR 165. Par contre, la M_1 SV3-341 paraît plus proche de FNR 165 en raison de l'étroitesse de son trigonide et de son paraconide plus isolé. Les M_2 diffèrent aussi par leur talonide aussi large (SV3-171, SV3-17) ou plus étroit (SV3-185) que le trigonide ; les M_2 de Fordones ont un talonide et un trigonide d'égale largeur. Enfin les M_3 sont proches de FDN 256, mais le trigonide est un peu plus court à Silveirinha ; le talonide de SV1-39 est en forme de U (hypoconulide peu saillant postérieurement), tandis que toutes les M_3 de Fordones possèdent un talonide en V (hypoconulide saillant postérieurement). En ce qui concerne les dents supérieures, les P^4 de Silveirinha sont un peu plus étroites lingualement que FDN 180 (sauf SV3-12) et le métaconule et la postmétaconule-crista paraissent plus vigoureux à Silveirinha. La distinction établie par Marandat (1991) entre les P^4 de Fordones et de Dormaal (selon laquelle les P^4 de Dormaal possèdent un paracône et un métacône de même hauteur et un métastyle plus important que le parastyle), ne paraît pas

exacte ; au contraire, sur les P^4 des deux espèces, le parastyle est plus grand que le métastyle et le paracône plus haut que le métacône. Enfin, les molaires supérieures de Silveirinha se différencient de leurs homologues de *P. plaziati* par la plus grande étroitesse antéro-postérieure du côté lingual et la plus grande extension labio-linguale, par le métaconule non dédoublé (sauf sur SV2-22), par des conules (surtout le métaconule) moins coniques et moins développés, et par le parastyle généralement plus développé et orienté davantage antéro-labialement. La postmétaconule-crista, variable à Silveirinha, est toujours, selon MARANDAT (1991) une crête accentuée en continuité avec le métacingulum qui relie le métaconule à la région métastylaire. Sur une seule molaire de *P. marianae* (SV3-319), l'hypocône est prolongé par une crête antérieure légère ; cette crête est plus fréquente et plus nette sur quelques M^1 et M^2 de *P. plaziati* et sur la RI 374 de Rians.

RAPPORTS ENTRE LES ESPÈCES DE *Paschatherium*

Par sa petite taille, par l'acuité relative des cuspides de ses molaires et leur faible renflement, *P. marianae* semble bien moins spécialisée que les autres espèces de *Paschatherium*. Cette appréciation s'applique aussi au développement du paraconide des P_4-M_3. Une parenté particulière se remarque entre *P. dolloi* et *P. plaziati*, tandis que *P. russelli* serait la plus évoluée des trois espèces.

En ce qui concerne l'âge, ces rapports pourraient se traduire par une plus grande ancienneté pour la forme de Silveirinha, par un âge approximativement intermédiaire pour celles de Dormaal et de Fordones, et par un stade plus jeune pour *P. russelli* de Rians.

REMARQUES SUR LA NATURE « INSECTIVORE » DE *Paschatherium*

Il est évident que la seule analyse de la morphologie dentaire ne suffit pas toujours pour démêler les affinités ordinales d'un taxon ; bien des cas sont connus dans l'histoire de la paléontologie : un exemple récent concerne l'Amphilémuride *Pholidocercus* qui fut fréquemment placé parmi les Primates, alors que la description de squelettes complets du gisement de Messel par KOENIGSWALD et STORCH (1983) a montré l'impossibilité de cette attribution et a conduit à son classement dans les Insectivores Lipotyphla. De même, à propos d'*Adapisorex*, BOWN et SCHANKLER (1982) parlent de sa ressemblance avec les « erinaceid-like condylarths » *Phenacodaptes* et *Apheliscus*. Ceci démontre les limites un peu floues existant entre certains ordres de Mammifères quand le matériel étudié se limite à des dents.

Pour des formes, donc, comme *Paschatherium*, *Adunator* ou *Adapisorex*, pour ne citer qu'elles, il nous manque les données crâniennes ou postcrâniennes nécessaires pour établir avec certitude leurs rapports phylogénétiques. Tout au plus peut-on dire que les genres inclus dans les Louisininae (SUDRE et RUSSELL, 1982), *Paschatherium*, *Louisina*, *Dipavali*, *Microhyus* et *Monshyus*, paraissent affines avec des formes actuellement considérées comme des Condylarthres hyopsodontides. Mais cette affinité apparente est basée uniquement sur la morphologie dentaire. Et lorsque *Paschatherium* est situé dans les Insectivores par HOOKER (*in* COLLINSON et HOOKER, 1987) (suivant ainsi VAN VALEN, 1967, malgré les arguments présentés par RUSSELL *et al.*, 1975 : 174) on ignore sur quels critères. GODINOT (1981 : 98) parle aussi d'un rapprochement entre l'espèce de *Paschatherium* de Rians et l'*Adapisorex gaudryi* de Cernay.

Mais les louisinines sont assez homogènes ; si *Paschatherium* est un « Insectivore », les formes plus évoluées telles que *Dipavali* et *Louisina* le sont-elles aussi ? Rien dans les caractères communs à ces formes ne soutient cette hypothèse. Comme NOVACEK (1985 : 18), nous pensons que les traits diagnostiques des érinacéomorphes manquent chez *Paschatherium* et les hyopsodontides plus typiques.

Enfin, bien que partageant quelques caractères avec divers Dormaaliidae et Scenopagidae (y compris les Sespedectinae) (voir BUTLER, 1988), ainsi qu'avec *Adapisorex* et *Adunator* (familles indéterminées), le *Paschatherium* de Silveirinha n'est attribuable à aucun de ces groupes, même si la nouvelle espèce *P. marianae* possède des caractères (tubercules des molaires peu renflés et aigus et présence d'une postmétaconule-crista plus ou moins développée sur les molaires supérieures) qui rapprochent cette espèce des adapisoricides. La présence du trou mentonnier postérieur situé en dessous de la M_1 chez *P. marianae* et les autres espèces de *Paschatherium* suffit pour les écarter de ces Insectivores.

CONCLUSIONS

Cette nouvelle espèce de *Paschatherium*, *P. marianae*, démontre encore une fois (ANTUNES, 1981 ; ANTUNES et RUSSELL, 1981 ; ANTUNES, ESTRAVÍS et RUSSELL, 1987 ; ESTRAVÍS et RUSSELL, 1989) la position à la base de l'Éocène inférieur de la faune de Silveirinha. Ses caractères plus primitifs que ceux des espèces *P. plaziati*, *P. dolloi* et *P. russelli* traduisent certainement un âge plus ancien.

Bien qu'on observe, dans la population de *P. marianae*, quelques variations de taille et de morphologie pouvant suggérer l'existence de deux espèces, il n'a pas été possible de les séparer nettement, surtout du point de vue morphologique.

La révision générale du genre *Paschatherium* effectuée pour cette étude renforce notre opinion selon laquelle ce taxon, et les formes affines, ne peuvent être considérés comme des Insectivores mais plutôt comme des Condylarthres. Il existe une évidente ressemblance dans la morphologie dentaire, entre *Paschatherium* et *Adapisorex*, mais *Paschatherium* se relie encore plus étroitement à des formes plus spécialisées qui n'ont rien d'Insectivores. D'ailleurs, les rapports d'*Adapisorex* restent toujours un peu vagues (BUTLER, 1988) même s'il est reconnu comme un Insectivore. En attendant la découverte d'un matériel plus complet susceptible d'élucider définitivement les rapports phylogénétiques de *Paschatherium*, nous maintenons son placement à l'intérieur des Condylarthres. Ceci étant dit, nous reconnaissons l'imprécision des termes « Insectivore » et « Condylarthre ».

Remerciements

Nous sommes reconnaissants au Prof. TELLES ANTUNES pour son aide et ses encouragements tout au long de cette étude. Nous remercions aussi l'Instituto Nacional de Investigação Científica (INIC, Portugal), dont la bourse d'études attribuée à l'une de nous (C. E.) a permis la poursuite des recherches sur la faune mammalienne de Silveirinha.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANTUNES, M. T., et D. E. RUSSELL, 1981. — Le gisement de Silveirinha (Bas Mondego, Portugal) : la plus ancienne faune de Vertébrés éocènes connue en Europe. *C. r. Acad. Sci., Paris*, II, **293** : 1099-1102.

ANTUNES, M. T., C. ESTRAVIS et D. E. RUSSELL, 1987. — A New Condylarth (Mammalia) from the Early Eocene of Silveirinha, Portugal. *Münch. Geowiss. Abh.*, (A) **10** : 219-224.

BOWN, T. M., & D. SCHANKLER, 1982. — A review of the Proteutheria and Insectivora of the Willwood Formation (lower Eocene), Bighorn Basin, Wyoming *Bull. U.S. geol. Surv.*, **1523** : 1-79.

BUTLER, P. M., 1988. — Phylogeny of the insectivores. *In* : Phylogeny and classification of the Tetrapods, vol. 2, Mammals. M. J. BENTON, Ed. Systematics Assoc., Spec. Vol. 35B : 117-141.

COLLINSON, M. E., & J. J. HOOKER,, 1987. — Vegetational and mammalian faunal changes in the early Tertiary of southern England. *In* : Origin of Angiosperms and their biological consequences. Cambridge University Press : 259-303.

DENYS, C., & D. E. RUSSELL, 1981. — Étude de la variabilité dentaire d'une population de *Paschatherium* (Condylarthre, Hyopsodontidé), provenant de la localité sparnacienne de Dormaal (Belgique). *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris*, **18** (4) : 37-45.

ESTRAVIS, C., 1990. — *Russellmys denisae*, un nouvel Apatémyidé (Mammalia) de Silveirinha, Éocène inférieur du Portugal. *Geobios*, note brève n° 23 (6) : 761-765.

ESTRAVIS, C., & D. E. RUSSELL, 1989. — Découverte d'un nouveau *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) dans l'Éocène inférieur de Silveirinha, Portugal. *Palaeovertebrata*, **19** (1) : 29-44.

GINGERICH, P. D., 1974. — Size variability of the teeth in living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species. *J. Paleontol.*, **48** (5) : 895-903.

GODINOT, M., 1978. — Diagnoses de trois nouvelles espèces de mammifères du Sparnacien de Provence. *C. r. somm. Soc. géol. Fr.*, Paris, (6) : 286-288.

— 1981. — Les mammifères de Rians (Éocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata*, Montpellier, **10** (2) : 90-99.

KOENIGSWALD, W. V., & G. STORCH, 1983. — *Pholidocercus hassiacus*, ein Amphilemuride aus dem Eozän der « Grube Messel » bei Darmstadt (Mammalia, Lipotyphla). *Senckenbergiana Lethaea*, **64** (5/6) : 447-495.

MARANDAT, B., 1989. — Mammifères nouveaux de l'Ilerdien des Corbières et du Minervois (Bas Languedoc, France). *Palaeovertebrata*, **19** (3) : 161-167.

— Mammifères de l'Ilerdien moyen (Éocène inférieur) des Corbières et du Minervois (Bas Languedoc, France). Systématique, Biostratigraphie, Corrélations. *Palaeovertebrata*, **20** (2-3) : 55-144.

NOVACEK, M. J., 1985. — The Sespedectinae ; a new subfamily of hedgehog-like insectivores. *Am. Mus. Novit.*, 2822 : 1-24.

PENA DOS REIS, R. P. B., A. F. SOARES & M. T. ANTUNES, 1981. — As areias e argilas de Silveirinha. *Mem. Noticias, Publ. Mus. mineral. geol., Univ. Coimbra*, **91-92** : 245-267.

RUSSELL, D. E., 1964. — Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. nat. Hist. natl.*, Paris, Sér. C., Sci. Terre, **13** : 324 pp.

RUSSELL, D. E., P. LOUIS, & D. E. SAVAGE, 1975. — Les Adapisoricidae de l'Éocène inférieur de France. Réévaluation des formes considérées affines. *Bull. Mus. Natl. Hist. nat.*, Paris, 3e sér., 327, Sci. Terre 45 : 129-194.

SUDRE, J., & D. E. RUSSELL, 1982. — Les Mammifères montiens de Hainin (Paléocène moyen de Belgique). Part II : Les Condylarthres. *Palaeovertebrata*, **12** (6) : 173-184.

TEILHARD DE CHARDIN, P., 1927. — Les Mammifères de l'Éocène inférieur de la Belgique. *Mém. Mus. r. Hist. nat.*, **36** : 1-33.

VAN VALEN, L., 1967. — New Paleocene insectivores and insectivore classification. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **135** (5) : 21-284.

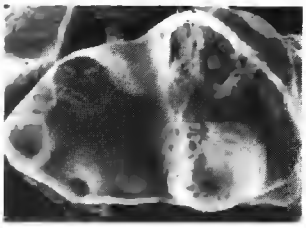
PLANCHE I

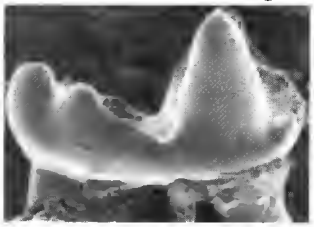
Paschatherium marianae n. sp. de Silveirinha, Portugal.

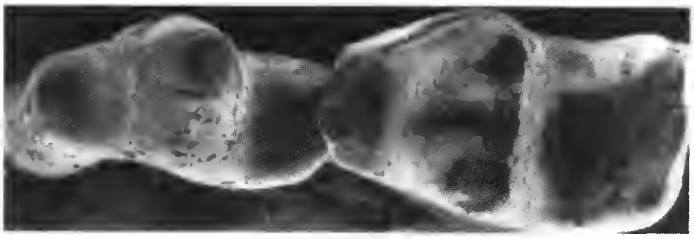
1 — SV3-210, P_{3-4} d. : a, vue linguale ; b, vue occlusale.
2 — SV3-185, M_{1-3} g. ; Type, vue occlusale.
3 — SV3-571, M_3 g. : a, vue occlusale ; b, vue linguale.
4 — SV1-39, M_3 g., vue occlusale.
5 — SV3-341, M_1 d. ; vue occlusale.
6 — SV3-183, M^3 g. ; vue occlusale.
7 — SV3-569, M^3 d. ; vue occlusale.

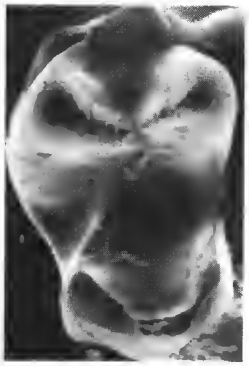
(Toutes les figures × 30, sauf la figure 2 × 20).

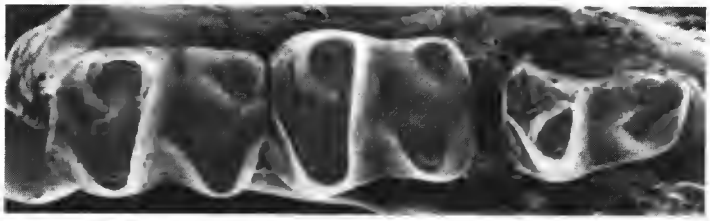
1a

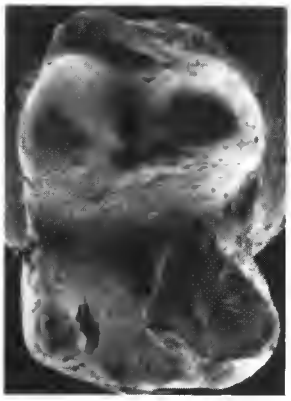

3a


3b


1b


4


2


5

6

7

PLANCHE 1

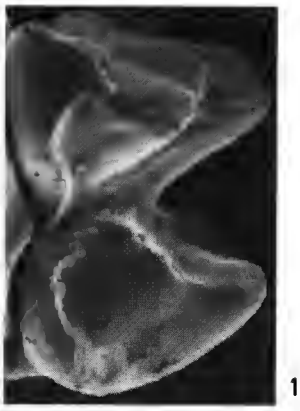
PLANCHE II

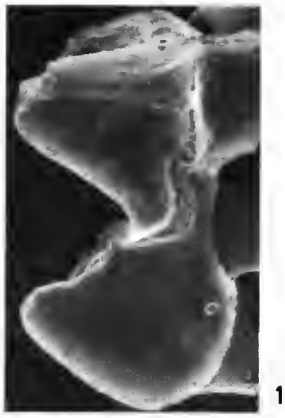
Paschatherium marianae n. sp. de Silveirinha, Portugal.

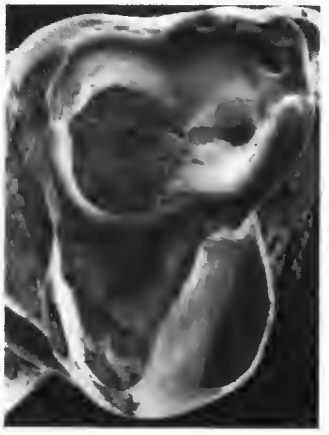
1 — SV3-339, P^4 d. : a, vue occlusale ; b, vue postérieure ; c, vue antérieure.
2 — SV3-12, P^4 g. ; vue occlusale.
3 — SV3-13, M^{2-3} g. ; vue occlusale.
4 — SV3-15, M^1 d. ; vue occlusale.
5 — SV3-14, DP^4 d. ; vue occlusale.

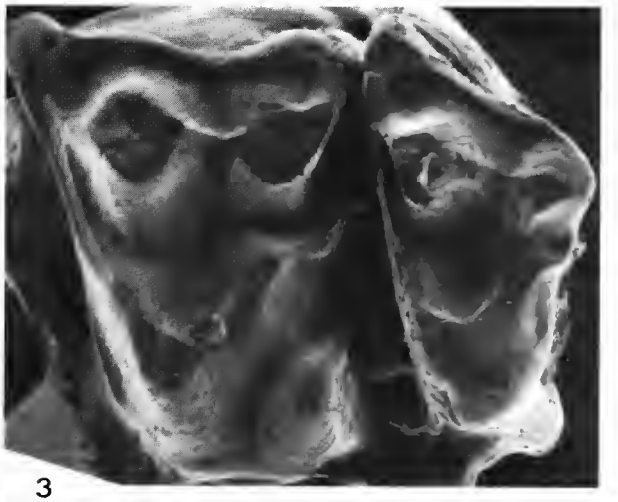
(Toutes les figures × 30).

1a


1b


1c


2


3

4

5

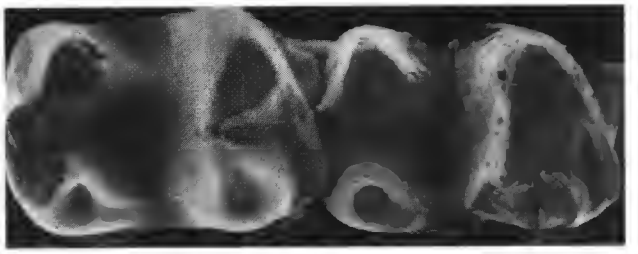
PLANCHE II

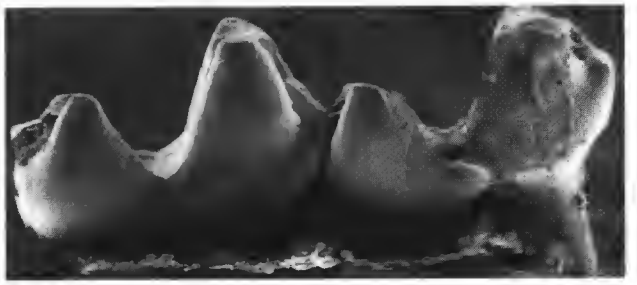
PLANCHE III

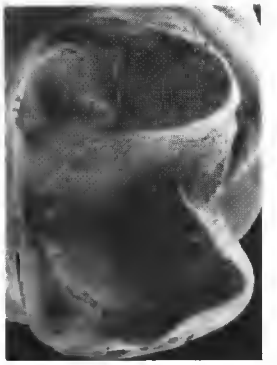
Variabilité morphologique chez la population de *Paschatherium marianae* n. sp. de Silveirinha, Portugal.

1 — SV3-17, M_{1-2} g. : a, vue occlusale ; b, vue linguale. Les cuspides du talonide ont une base conique.
2 — SV1-171, M_2 d. ; vue occlusale. Les entoconide et hypoconide sont plus crestiformes que ceux de SV3-17.
3 — SV2-22, M^2 d. : a, vue postérieure ; b, vue occlusale. La postmétaconule-crista est forte et relie le métaconule à la région métastylaire.
4 — SV3-164, M^2 d. : a, vue postérieure ; b, vue occlusale. La postmétaconule-crista, moins forte que sur SV2-22, s'arrête au cingulum postérieur.
5 — SV3-15, M^1 d. ; vue postérieure. Sans postmétaconule-crista.

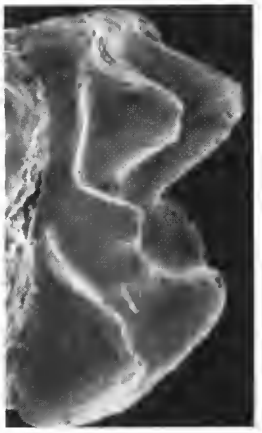
(Toutes les figures × 30).


1a


1b


2

3b


3a

4a

4b

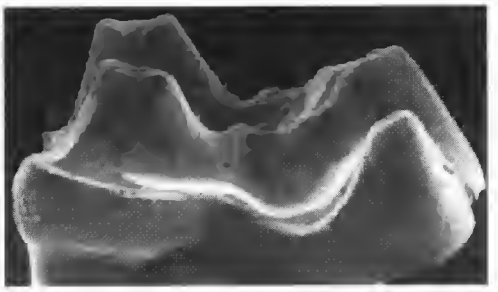

5

PLANCHE III

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **14**, 1992,
section C, n° 2 : 205-243.

Les Tillodontes (Mammalia) de l'Éocène inférieur de France

par Mylène BAUDRY

Résumé. — Les Tillodontes, ordre mammalien paléogène largement répandu dans tout l'hémisphère nord, ont développé, entre autres, plusieurs lignées européennes. Au contraire des formes américaines, dont les rapports phylogénétiques, à présent bien établis, semblent témoigner d'une étroite parenté interspécifique, les Tillodontes français sont remarquables par leur diversité apparente, résultat de plusieurs événements spéciatoires successifs. Ces derniers peuvent être appréhendés à travers l'analyse des caractères dentaires qui séparent naturellement les formes françaises en six espèces réparties dans deux genres : *Franchaius* et *Plesiesthonyx*. Le premier fait son apparition à la base de l'Yprésien, le second naît d'une forme nord-américaine immigrante au cours de l'Yprésien moyen. L'histoire évolutive des Tillodontes, telle qu'elle découle de l'analyse des caractères, est confortée par les données stratigraphiques et paléogéographiques.

Abstract. — A collection of about thirty Tillodont teeth, from a sequence of Ypresian localities in the east of the Paris Basin, is studied. For quantifying the degree of hypsodonty found in these teeth, a new method is devised. This, and morphologic analysis has lead to the creation of several new taxa : *Franchaius luciae*, *F. minimus* and *F. russellonyx* ; *Plesiesthonyx munieri* Lemoine, 1891, is recognized as valid, as well as *P. elongatus* and *P. chardini* n. sp. It is to be underlined that this taxonomic variation is equivalent to that known in North America for the same period.

M. BAUDRY, *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, Université Paris VI, 4, place Jussieu, 75252 Paris Cedex 05.*

INTRODUCTION

L'ordre des Tillodontes fut largement distribué dans tout l'hémisphère nord au Paléogène, ce dont témoignent les gisements actuels d'Amérique du Nord, d'Asie et d'Europe.

Ce taxon est relativement bien étudié aux États-Unis depuis la fin du dix-neuvième siècle, date à laquelle fut créé l'ordre des Tillodontia (MARSH, 1875). Il paraît être étudié de manière plus sporadique en Chine, lorsqu'une nouvelle découverte justifie une description originale. Les recherches européennes, en revanche, ne se sont pas particulièrement orientées vers l'étude des Tillodontes depuis la révision de tout le matériel européen par TEILHARD DE CHARDIN en 1922, bien que de nouveaux spécimens (une trentaine), collectés au cours des trente dernières années, soient venus agrandir la collection amorcée par LEMOINE en 1889. Leur étude permet d'appréhender de manière plus globale l'histoire évolutive de l'ordre, qui ne peut être retracée sans prendre en considération sa population européenne. Les révisions récentes (GINGERICH et GUNNELL, 1979 ; STUCKY et KRISTHALKA, 1983, notamment) des lignées américaines ont permis d'établir sur de nouvelles bases les relations liant les Tillodontes nord-américains entre eux et avec les formes asiatiques.

Cette étude a pour but de présenter un modèle (« pattern ») sinon européen, du moins français, de l'histoire des Tillodontes, en présentant de nouvelles espèces et en essayant de retracer le schéma évolutif qui a permis leur mise en place, à travers l'analyse des caractères dentaires et des circonstances paléogéographiques.

Les abréviations utilisées dans le texte sont les suivantes : BN : J. Brailon, CN : F. Chatelain, L : P. Louis, M : P. Méniel, P : M. Poirier sont les collecteurs amateurs ; AMHN : American Museum of Natural History (New York), UM : University of Michigan Museum of Paleontology, USNM : National Museum of Natural History (Washington), YPM : Yale Peabody Museum (New Haven, Connecticut) sont les institutions américaines ; Av. : Avenay (Marne), CB : Condé-en-Brie (Aisne), Gr : Grauves (Marne), Ma : Mancy (Marne), Mu : Mutigny (Marne), Py : Pourcy (Marne), SA : Saint-Agnan (Aisne), Sz : Sézanne-Broyes (Marne), et enfin, A. L. : la faune agéienne de Lemoine, sont les localités des gisements à Tillodontes de France.

STRATIGRAPHIE DE L'EST DU BASSIN DE PARIS

Les gisements français ayant fourni des Tillodontes sont tous localisés dans l'est du Bassin de Paris qui occupe le centre nord de la France. Les terrains à l'affleurement sont essentiellement paléogènes dans tout le bassin et notamment dans la région de Reims-Épernay (fig. 1). L'Yprésien, l'Ilerdien et le Cuisien sont des stratotypes bien définis de l'Éocène

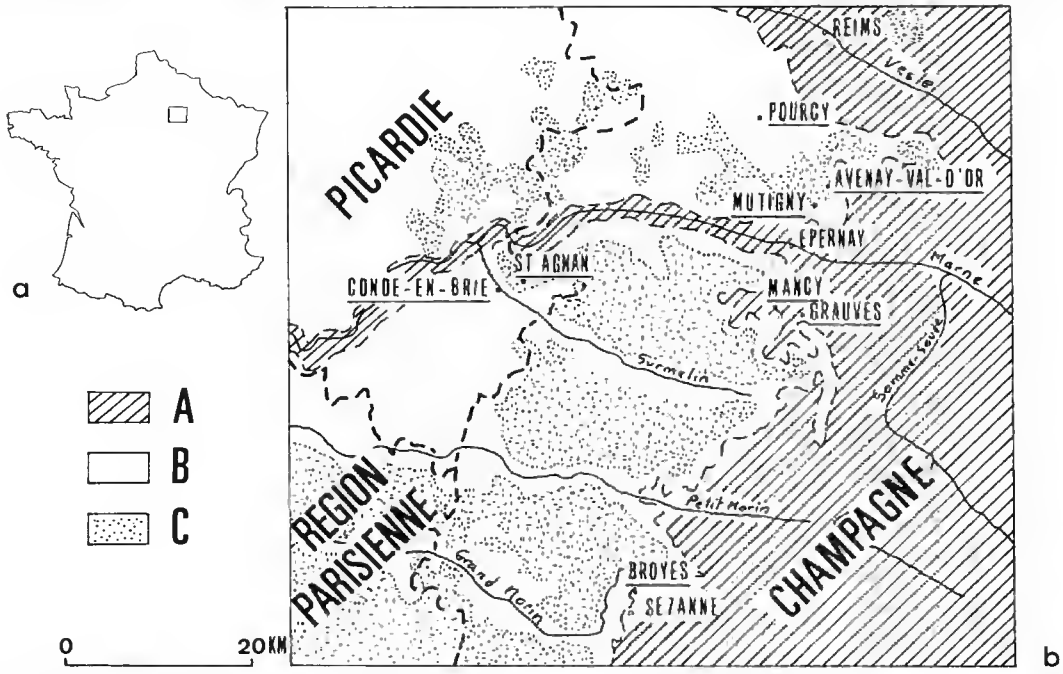


Fig. 1. — Localisation des gisements à Tillodontes de France. a, localisation de la région Reims-Épernay ; b, localités de l'est du Bassin de Paris dont les gisements ont fourni des Tillodontes (ces localités sont soulignées). A, alluvions et Crétacé supérieur ; B, Paléogène et Éocène ; C, Oligocène. (D'après Savage et Russell, 1983.)

inférieur. Ce dernier est compris à l'intérieur des limites de l'Yprésien, subdivisé en Ilerdien et Cuisien. Les Tillodontes ont été retrouvés dans divers niveaux, de la base de l'Ilerdien à environ la moitié du Cuisien.

La provenance des spécimens découverts par LEMOINE à la fin du siècle dernier n'est pas clairement établie. LEMOINE a défini trois faunes mammaliennes dans les environs de Reims, de la plus ancienne à la plus récente : la faune cernaysienne, du Thanétien, celle contenue dans l'Argile à lignite du Soissonnais et à Meudon, sans doute d'âge sparnacien, et enfin la faune issue des Sables à unios et térédines. D'après LEMOINE (1889), cette dernière provient d'une succession de sables à gros grains intermédiaire entre Argile à lignite et Sables de Cuise. En 1891, il rattache *Esthonyx* à la faune agéienne de la localité d'Ay, que l'on retrouve également dans la région d'Épernay et l'identifie comme étant celle des Sables à unios et térédines. Il s'avère cependant que ceux-ci sont situés plus haut, dans les Sables de Cuise, et non dessous. D'autre part, la couche de Sables à gros grains qui aurait contenu, d'après LEMOINE (1889), la faune des Sables à unios et térédines, ne semble pas, en réalité, recéler de mammifères ; en outre, elle est contenue dans les Sables de Cuise, occupant un niveau supérieur à celui des Sables à unios et térédines. Ceci ne remet pas en cause l'existence de la faune agéienne, dont TEILHARD DE CHARDIN, en 1922, a cependant précisé l'hétérogénéité : une faune « modernisée », comprise dans les Sables à unios et térédines, et une faune « archaïque », issue des couches d'Argile à lignite, à laquelle il attribue « *Esthonyx munieri* ». En l'absence de plus amples précisions, le niveau concerné est placé, avec réserves, à la base du Cuisien supérieur, juste au-dessus des Argiles à lignite, selon les premières observations de LEMOINE (1889).

MÉTHODOLOGIE

Le choix des méthodes d'étude employées a été effectué dans le but de déterminer la variabilité dentaire des Tillodontes trouvés en France, qui permet d'envisager une classification spécifique, voire générique. L'absence de critères déterminants sur le squelette ou l'absence du matériel lui-même contraint les chercheurs à se limiter aux caractères dentaires des spécimens de ce groupe.

MESURES

L'utilisation des dimensions dentaires, en tant que telles, se limitera à une étude comparative spécifique des spécimens français, afin d'éviter les attributions abusives consécutives aux chevauchements inévitables des espèces sur l'échelle des tailles. La détermination des espèces est essentiellement basée sur la diagnose morphologique (qui offre le plus de rigueur objective).

Un caractère en particulier paraît cependant mesurable : il s'agit de l'hypsodontie, semi-hypsodontie en l'occurrence, labiale pour les dents inférieures, linguale pour les dents supérieures. Les études antérieures ne révèlent aucune tentative de quantification de ce caractère au sein des Tillodontes, bien que ce soit visiblement devenu monnaie courante pour d'autres taxa, tels les Rongeurs ou les Périssodactyles. L'hypsodontie est visible à l'œil nu : la

couronne est haute, relativement au volume global de la dent, mais elle est délicate à quantifier, ce qui est pourtant nécessaire dans le cadre de la détermination spécifique en vue de son utilisation comme critère, corrélativement avec les autres caractères morphologiques.

Le degré d'hypsodontie est généralement calculé en fonction de la hauteur (**H**) et de la longueur (**L**) de la dent : **H/L**. La longueur et la largeur (**W**) sont considérées comme des valeurs indépendantes ; cependant, **H/W** pourrait permettre des comparaisons entre dents, le seul point primordial étant d'utiliser toujours la même mesure de référence. Dans le cas des dents à couronne verticale (chez les Rongeurs, par exemple), le principal problème (commun à tous les types de dents) est d'estimer le degré d'usure afin d'extrapoler la valeur **H** et éventuellement celle de **L**, qui varie moins cependant. Certains auteurs ont cherché à établir une méthode particulièrement adaptée à leur sujet d'étude. VIANEY-LIAUD (1985) a élaboré une

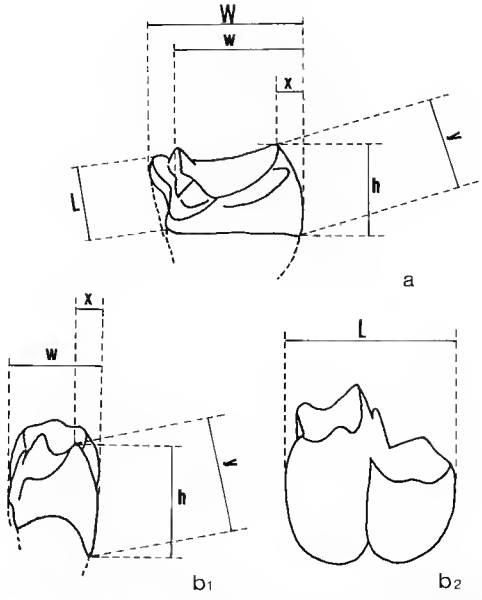


FIG. 2. — Schématisation des mesures effectuées sur les dents jugales. Les références des mesures x, y et h sont indiquées dans le texte. a, molaire supérieure en vue postérieure semi-occlusale ; b, molaire inférieure en vues antérieure semi-occlusale (b1) et labiale semi-occlusale (b2).

formule empirique permettant d'évaluer le degré d'hypsodontie chez les Theridomyidae (Rongeurs) ; son utilisation reste restreinte à eux seuls. En ce qui concerne les Tillodontes, le côté le plus hypsodonte de la couronne présente une inclinaison ; il devient alors indispensable de définir **H** : il faut savoir si cette valeur correspond à la distance comprise entre un point lingual à la limite inférieure de la couronne situé sur le plan perpendiculaire à l'axe de la dent supérieure (il correspond pour les dents jugales à l'axe de la mandibule) et le sommet du protocône (**y**), ou à la longueur d'une droite résultant de la projection de ces deux points sur une verticale (**h**) (fig. 2a). Le schéma met en évidence les relations étroites liant les trois valeurs **h**, **x** et **y**, tant pour les dents supérieures que pour les dents inférieures (fig. 2b). Afin de déterminer quelle(s) valeur(s) mérite(nt) d'être prise(s) en compte pour l'évaluation de

l'hypsodontie, il faut tester leur indépendance individuelle, en les rapportant à une valeur de référence. Le choix de cette dernière s'est portée sur la largeur **w**. La principale raison en est la suivante : quoique considérées comme des valeurs statistiquement indépendantes, la longueur et la largeur gardent tout de même une relative proportionnalité ; cependant, leur rapport peut varier : les dents supérieures des Tillodontes peuvent être plus ou moins « transverses » (traduit littéralement du terme anglais), c'est-à-dire plus ou moins étroites linguo-labialement. L'orientation générale des grandeurs à mesurer est linguo-labiale : l'une, **x**, suit une direction transverse selon un plan horizontal, une autre, **y**, se dessine selon un plan incliné (vers le

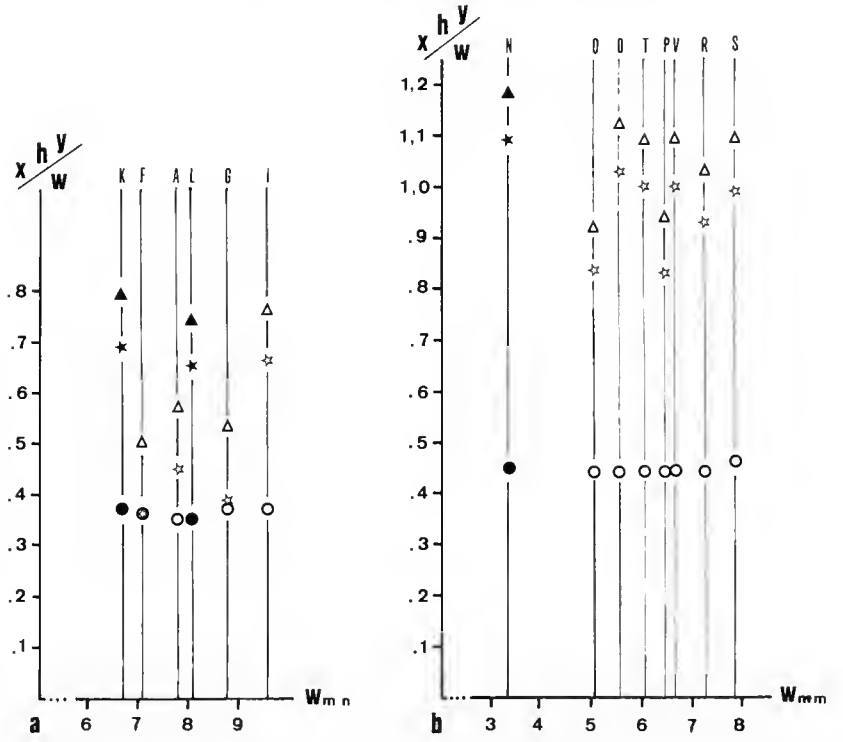


FIG. 3. — Variations des rapports x/w (cercle), y/w (triangle) et h/w (étoile), en fonction de w. a, dents supérieures ; b, dents inférieures. Les figures géométriques pleines représentent les quatrièmes prémolaires. A : Py 54 L ; F : CB 103 P ; G : CB 671, I : CB 1076 L ; K : Mu 0031 P ; L : SA 718 L ; N : Py 1910 L ; O : Mu 197 L ; P : Av 4560 ; Q : AL 5174 ; R : CB 1075 L ; S : SA 165 L ; T : SA 720 L ; V : Gr 7827.

« haut » ; la face occlusale est ici, par convention, considérée comme étant la partie supérieure de la dent) linguo-labialement, et **h** suit un plan vertical de direction préférentiellement transverse (la base de la couronne n'est par rigoureusement horizontale). **x** est difficile à évaluer car la moindre usure du protocône l'affecte (usure souvent plus antérieure que supérieure) ; elle est donc calculée selon la formule de Pythagore : $h^2 + x^2 = y^2$. Il paraît logique d'estimer que, si les valeurs **x** ou **y** varient en fonction de la taille de la dent, elles augmentent ou diminuent avec la largeur plutôt qu'avec la longueur. La valeur **w** est préférée à

W pour des raisons explicitées plus loin. Dans la mesure où l'on peut considérer la largeur w de la dent indépendamment de son hypsodontie, une valeur qui lui resterait proportionnelle ne pourrait pas être tenue comme un critère valable pour évaluer cette hypsodontie. L'observation, la mesure des échantillons et le calcul de la droite de régression ont permis de conclure que la grandeur x était intimement liée à la largeur w. Les mêmes mesures et calculs ont été effectués sur les moulages des spécimens américains qui se prêtaient à cette manipulation, et, tout en n'étant guère significatifs en regard des lois statistiques (échantillonnage trop petit), les résultats obtenus tendent manifestement à confirmer que x/w peut être considéré comme étant constant (fig. 3). L'omission des valeurs correspondant aux spécimens américains dans la figure 3 est volontaire, par souci de clarté. Il suffit de savoir que x/w = 36 pour les dents supérieures et se situe entre 44 et 46 pour les dents inférieures; les valeurs dues aux spécimens français rendent à elles seules le graphe relativement parlant.

Les écarts à la droite de régression d'équation : $x_i = aw_i + b$ sont minimaux lorsque $b = 0$; cela permet de calculer : $a = Sx_i/Sw_i$ (S est la somme); les valeurs de « a » pour les dents inférieures et supérieures (à l'exception de deux spécimens dont le cas sera traité dans les diagnoses) sont .45 et .36 respectivement. Le coefficient de corrélation : $R = Sx_iw_i/Sx_i^2Sw_i^2$, s'élève à .99 pour les deux dentures; il permet de conclure à l'existence d'une relation causale directe de w à x; la corrélation est dite positive (fig. 4).

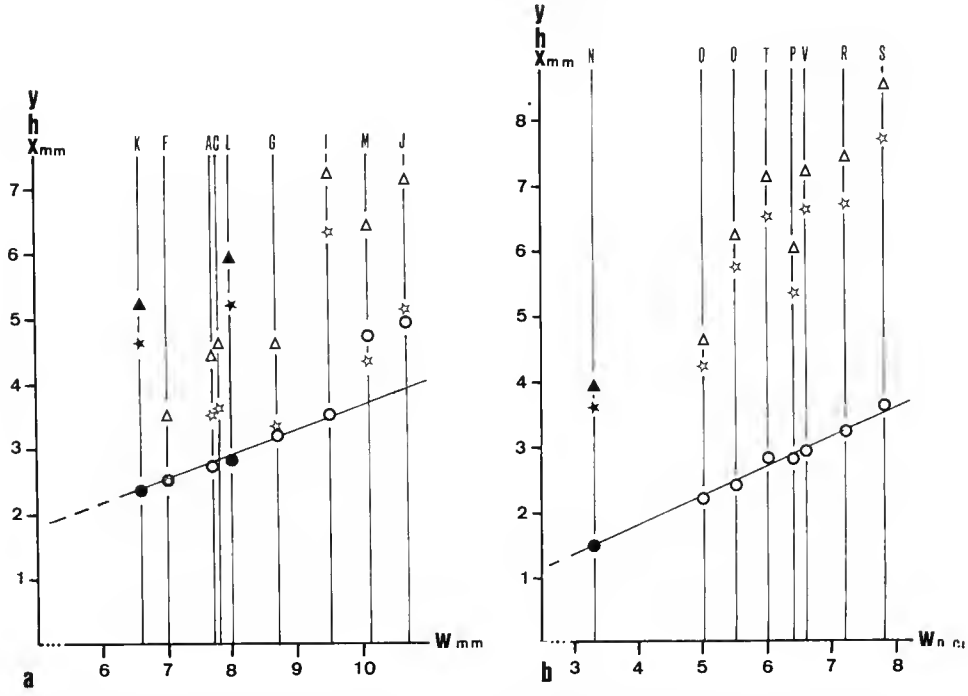


FIG. 4. — Variations observées des valeurs de x, y et h, en fonction de la largeur w. a, dents supérieures; b, dents inférieures. La légende est identique à celle utilisée dans la figure 3 : par exemple, la valeur x est ici représentée par un cercle, comme x/w dans la figure précédente. C : Av 4567; J : AL 5175.

La taille de la dent peut alors être estimée lorsqu'on en possède le fragment sur lequel se mesure **x** (lingual pour les dents supérieures, labial pour les dents inférieures). La grandeur de **x** détermine celle de **y**, en fonction de la valeur de **h**. Le témoin mesurable de l'hypsodontie est donc déterminé comme étant la hauteur **h**. Afin de pouvoir comparer sur ce plan deux individus de tailles différentes, il faut rapporter **h** à une autre valeur mesurable. Dans le cas des Tillodontes, il ne serait pas judicieux de choisir la longueur **L** ou la largeur **W** : en effet, le développement plus ou moins important des styles conditionne la grandeur de ces deux valeurs pour les dents supérieures. Chacune d'elles est alors la résultante de deux phénomènes ; les variations de la taille globale de la dent et de celle des styles. L'hypertrophie ou la réduction des styles sont des caractères dont le degré varie en fonction de la position des dents dans la mâchoire ; ce point est primordial lorsqu'on ne dispose que de dents isolées et diverses, cas dans lequel le calcul de **h/L** ou **h/W** n'a plus aucun sens. De plus, le plus ou moins grand développement des styles apparaît indépendamment d'un changement de taille de la dent. Par le rapport **h/L** (ou **h/W**), le degré d'hypsodontie est donc évalué à partir de trois paramètres (taille globale de la dent, développement des styles et hauteur du protocône) à caractère indépendant. Il est nécessaire de supprimer un de ces paramètres ; le développement relatif des styles est difficile à évaluer et, surtout, il n'affecte que les parties antéro-labiale et postéro-labiale de la dent. Pour évaluer la valeur relative de **h** et, partant, le degré d'hypsodontie, il faut utiliser un caractère mesurable se répercutant sur l'ensemble de la dent en général et sur le trigone en particulier puisque c'est là que l'hypsodontie s'observe. Les dimensions **w** et **l** (deux points antérieurs et postérieurs à la base de la couronne dans un plan horizontal selon la direction de l'axe mandibulaire) remplissent cette condition, mais étant donnée la forme en V du trigone, la mesure de **l** est très délicate à relever, les résultats obtenus varieraient certainement en fonction du manipulateur ; de plus, la finesse de l'outil de mesure est mise en question : le pied à coulisse possède des extrémités trop grossières qui débordent latéralement sur les cingulums antérieur et postérieur, majorant ainsi notablement la valeur recherchée. Il n'a pas non plus été possible de trouver, pour les dents inférieures, une longueur **l** qui ne prenne pas en compte le développement d'un caractère particulier, en l'occurrence, celui de l'hypoconulide. C'est la raison pour laquelle la valeur **l** n'a pas été utilisée et, par conséquent, n'est pas représentée dans la figure 2.

La largeur **w**, mesurée du bord inférieur lingual de la couronne au creux formé par la jonction à leur base du paracône et du métacône, dans un plan vertical passant par le protocône et perpendiculaire à l'axe de la dent, est plus facile d'utilisation et permet d'écarter le problème du développement des styles et des cingulums ; pour cette même raison (et pour le principe d'orientation précisé plus haut), le « test d'indépendance » des valeurs **h**, **x** et **y** est effectué par rapport à **w**.

L'utilisation du rapport **h/w** n'écarte hélas pas le problème justement caractéristique des dents hypsodontes, qu'est l'usure. Cette dernière, même faible, affecte souvent trop le sommet du protocône pour que l'on puisse mesurer rigoureusement **h**. Le seul moyen permettant d'occulter pratiquement totalement ce facteur est de rapporter **h** à une distance elle-même affectée par cette usure ; **y** semble alors le paramètre de choix : il résulte directement des valeurs conjuguées de **h** et de **x**, cette dernière étant, il faut le rappeler, proportionnelle à la largeur **w**. Le rapport **h/y** permet de déterminer l'angle d'inclinaison **α** de la paroi linguale de la dent. **α** dépend de **h** et témoigne donc directement du degré d'hypsodontie. La valeur de l'angle est obtenue par la formule : **h/y** = sin **α**.

La pente considérée est une ligne fictive passant par le sommet du protocône et par le point le plus lingual à sa base pour les dents supérieures ; elle relie le sommet du protoconide et son point le plus bas labialement pour les dents inférieures.

Il n'est naturellement pas question de comparer directement les résultats obtenus à partir des dents inférieures avec ceux fournis par les mesures des dents supérieures, mais il s'agit d'évaluer les éventuelles variations de l'hypsodontie au sein de chaque denture afin de pouvoir ensuite les réunir sur la base de ce critère (entre autres). La mesure de α reste fiable jusqu'à un certain degré d'usure, mais si celle-ci devient trop importante, le bombement de la paroi linguale, négligeable au sommet du protocône, fausse les résultats (fig. 5) en majorant de quelques degrés l'angle d'inclinaison (environ 4° pour un centimètre d'usure chez une dent inférieure, 6° pour une supérieure). L'observation de la dent permet d'évaluer (subjectivement malheureusement) son niveau d'usure, c'est-à-dire estimer l'importance du bombement au point de mesure supérieur de y. Par chance, l'usure est souvent peu prononcée, voire absente, chez les spécimens français. Le calcul de α est donc considéré comme fiable et pris en compte en tant que caractère représentatif de l'hypsodontie des dents supérieures et inférieures.

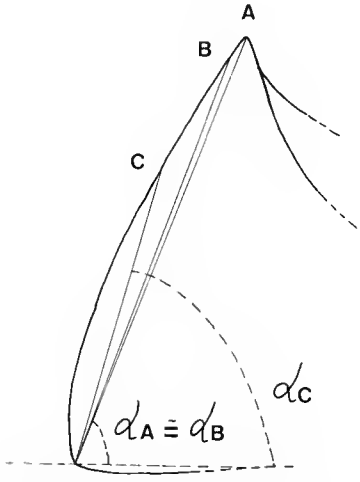


FIG. 5. — Variations de l'angle α en fonction du degré d'usure de la dent. Aux points : A, usure nulle ; B, usure légère ; C, forte usure.

Les principaux avantages de cette méthode d'évaluation de l'hypsodontie sont, d'une part, d'occulter le phénomène d'usure lorsqu'il reste faible, et d'autre part, de quantifier ce caractère sur des échantillons incomplets (à condition de posséder la portion concernée).

POSITION STRATIGRAPHIQUE

La position stratigraphique est prise en compte dans la détermination des espèces, puisqu'aussi bien elle témoigne de la distance temporelle relative existant entre les différents spécimens. Son principal apport est « négatif » : deux spécimens très dissemblables, provenant

d'une même couche ou de deux couches d'âges équivalents ne peuvent appartenir à la même espèce ni à des espèces dérivant l'une de l'autre.

L'observation des changements affectant un caractère au cours du temps peut éventuellement permettre de définir ses états plésiomorphe(s) et apomorphe(s).

Méthodes d'analyse

Afin de déterminer les différentes populations françaises en présence, deux études successives ont été effectuées : l'une sur les dents supérieures, l'autre sur les dents inférieures.

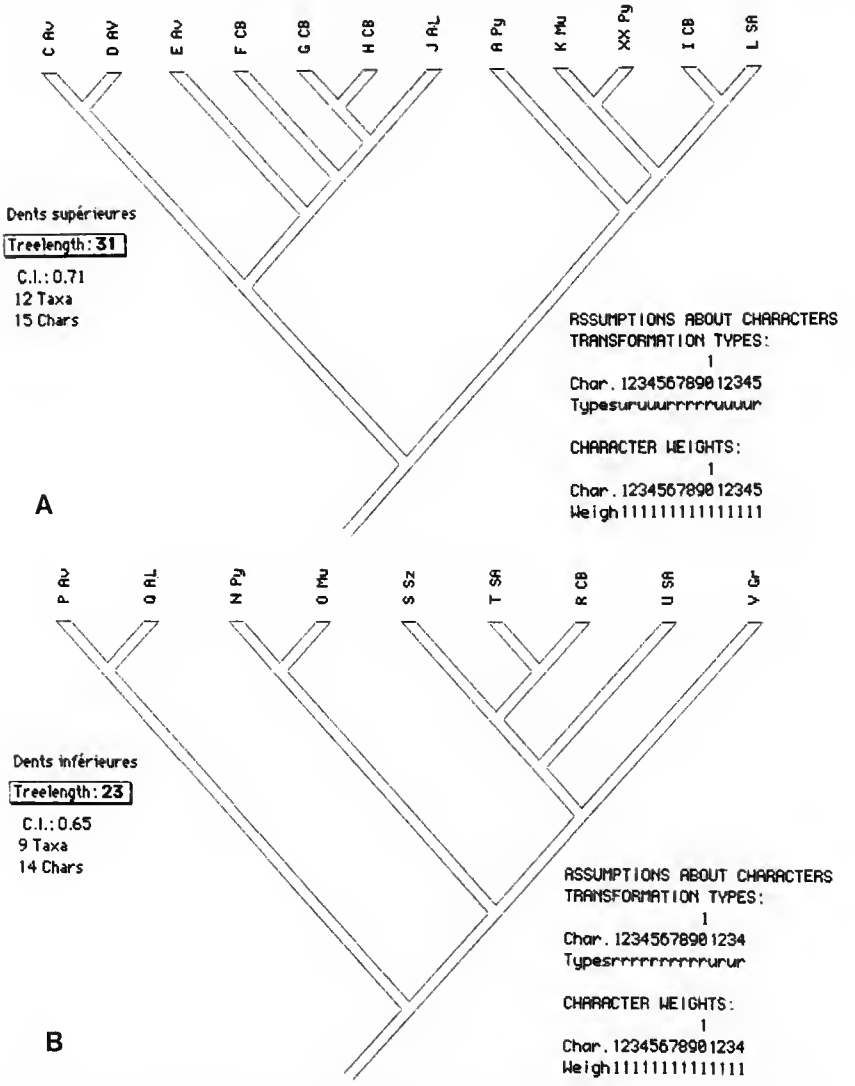


Fig. 6. — Phénogrammes des spécimens de dents supérieures (A) et inférieures (B). Voir légendes des figures 3 et 4, plus, D : Av 5892; E : Av 1054 BN; H : CB 1038; U : SA 722; XX : Py 26 Cn.

L'analyse de parcimonie (W. MADDISON et D. MADDISON, 1986) de leurs caractères respectifs a permis de réaliser deux « diagrammes branchus » (fig. 6; les caractères utilisés pour leur élaboration sont réunis dans l'annexe 2), assimilables à des phénogrammes. Il est en effet difficile d'évaluer l'état apomorphe ou plésiomorphe de certains caractères; cependant quelques-uns ont été « ordonnés » (le développement du métastylide, par exemple) après observation de leur variation à l'échelle de l'ordre et donc sur un laps de temps supérieur à celui que recouvrent les spécimens français. Les différents degrés de l'hypsodontie n'ont pas été « ordonnés » en raison de l'hypothèse retenue quant à leur niveau d'évolution : le choix du degré « moyen » comme étant l'état primitif de ce caractère va à l'encontre d'une certaine logique (au moins empiriquement prouvée) qui veut que les dents hypsodontes tendent à le devenir plus encore. Dans le modèle retenu, deux directions évolutives apparaissent : l'une montrant une augmentation de l'hypsodontie, l'autre une diminution. Il est nécessaire de préciser que le degré évolutif accordé aux valeurs (angle α) est susceptible d'être interprété différemment à l'échelle de l'ordre. Cette vision restreinte (l'échantillonnage français seulement) doit être corrigée par l'observation des autres genres en vue d'obtenir un jugement plus fiable. Au sein des spécimens français, cependant, cette approche (du degré d'hypsodontie) a permis de différencier les espèces, corrélativement aux autres caractères; même s'il faut la reconsidérer au niveau de l'ordre, il ne faut pas nier son apport dans l'étude des populations françaises de Tillodontes, à savoir de permettre le regroupement des spécimens en deux lignées d'après l'état d'un caractère jugé primordial (d'après l'observation des spécimens américains et asiatiques) : le développement du cingulum postérieur au niveau de la denture supérieure. A l'appui de cette hypothèse, et bien qu'une importance toute relative lui soit accordée, viennent les tailles des spécimens : les plus grands présentent une hypsodontie forte ou faible, tandis que les formes affectées d'une hypsodontie moyenne sont de petite taille. D'autre part, l'argument stratigraphique (les spécimens issus des couches les plus anciennes présenteraient le caractère sous sa forme la plus primitive; principe qu'il ne faut pas considérer comme absolu) ne contredit pas cette hypothèse. Certains caractères, jugés plus importants, et surtout moins soumis que d'autres aux effets du parallélisme, comme le développement du cingulum postérieur (surtout si l'on considère des espèces proches), auraient pu être assignés d'un poids particulier (9, 8...) tout comme, à un niveau moindre, le degré d'hypsodontie. L'évaluation de ce dernier reste, en tout état de cause, très subjective et pourrait être remise en question à la lueur de découvertes ultérieures. Les caractères apparaissant à priori indépendamment dans les groupes obtenus sont considérés comme des analogies de structure et donc seraient alors dotés d'un poids minimal (1); ce pourrait être le cas du degré de développement du cingulum antérieur des dents inférieures et sans doute celui de la forme de l'entoconide. Il a été choisi ici de ne pas imposer de poids aux caractères en raison des incertitudes quant à leur état (apomorphe ou plésiomorphe) qui entourent nombre d'entre eux (annexe 2).

La forme de l'hypoconulide pose un problème particulier, à savoir : il a toujours forme de cuspide sur les M_3 des Tillodontes, l'observation de la troisième molaire ne permet donc pas d'identifier l'état de ce caractère pour les autres dents jugales de la mâchoire, c'est pourquoi il est représenté dans la matrice par un point d'interrogation.

Dents supérieures et inférieures ayant donc été regroupées en petits lots d'après leur ressemblance morphologique, ceux-ci n'ont pu être unis deux à deux que sur la base de trois caractères : le degré d'hypsodontie et la qualité de l'émail principalement, leur taille relative complétant éventuellement le diagnostic. Les autres critères n'ont pu être utilisés puisque

spécifiques des dentures inférieures ou supérieures. Un diagramme a pu ainsi être obtenu, permettant de définir sept « groupes », répartis dans deux lignées. Les caractères réunissant les lots formés, au niveau des nœuds, sont, soit communs aux dentures supérieure et inférieure, soit spécifiques de l'une d'elle ; bien que la construction de l'arbre ne se soit effectuée que sur les caractères communs, la présentation du diagramme (fig. 7) avec le maximum de caractères permet de visualiser les tendances morphologiques (éventuellement évolutives) de chaque lignée. Les incertitudes (---, ?) seront discutées au cours des diagnoses.

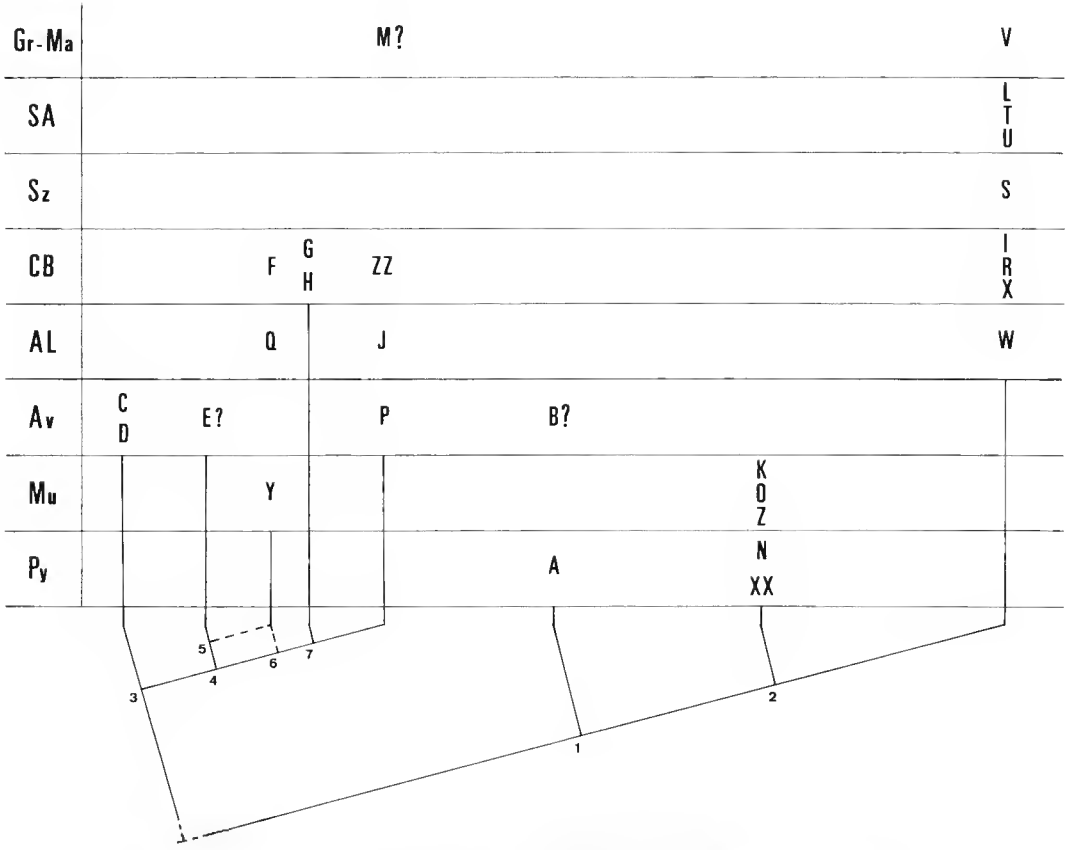


FIG. 7. — Diagramme des relations qui lient les spécimens français entre eux, resituées dans le contexte stratigraphique. Les lettres représentant les spécimens sont les mêmes que dans les figures 3, 4 et 6, plus, B : Av 202 BN ; W : AL 17034 ; X : CB 230 ; Y : Mu 5124 ; Z : Mu 6605 ; ZZ : CB 130 M. **1** : cingulum postérieur renflé dans sa partie supérieure et linguale ; styles d'orientation oblique ; émail lingual supérieur non lisse, et mat ; **2** : hypsodontie forte ; entoconide en position postéro-linguale ; **3** : cingulum postérieur renflé sur toute la hauteur de la couronne ; émail peu ou pas marqué, brillant ; **4** : émail non lisse ; taille plus importante ; **5** : bombement lingual à la base du protocône ; **6** : styles d'orientation transverse ; hypsodontie faible ; **7** : grande taille ; accroissement notable du volume du cingulum antérieur.

SYSTÉMATIQUE

FRANCHAIUS n. g.

ESPÈCE-TYPE : *Franchaius luciae* n. sp.

LOCALITÉ-TYPE : Pourcy (Marne).

AUTRES ESPÈCES : *Franchaius minimus* n. sp., *Franchaius russellonyx* n. sp.

DIAGNOSE : Le cingulum postérieur est renflé dans sa partie supérieure et linguale (caractère primitif); les stylcs ont une orientation oblique par rapport aux cônes; l'émail lingual supérieur n'est jamais lisse, il apparaît mat (fig. 8).

ÉTYMOLOGIE : *Franchaius* de « Francc » et dc « *Lofochaius* », genrc chinois dont il semble proche.

AGE ET DISTRIBUTION : Cuisien inférieur à terminal; le genre se retrouve dans les localités suivantes : Pourcy, Mutigny, Avenay, Faune agéienne, Condé-en-Brie, Sézanne-Broyes, Saint-Agnan et Grauves.

DISCUSSION : Les critères d'identification des dents inférieures du genre sont estimés d'après les caractères communs aux espèces *Franchaius minimus* et *Franchaius russellonyx*, aucun représentant inférieur de *Franchaius lucius* n'ayant été collecté à l'heure actuelle. Cette solution semble la meilleure en attendant dc pouvoir observer dcs échantillons inférieurs de cette dernière espèce. L'émail labial inférieur est ridé; l'entoconide est en position postéro-linguale (plésiomorphie?).

Franchaius luciae n. sp.

TYPE : PY 54 L., M^3 droite, de Pourcy (Marne) (pl. I, 1).

DIAGNOSE : Le mur lingual est quasiment rectiligne (caractère dérivé?); les styles sont relativement développés, l'ectoflexus est marqué, l'émail labial supérieur est lisse (primitif); le cingulum antérieur est réduit et l'hypsodontie est moyenne (caractères primitifs) (fig. 8a).

ÉTYMOLOGIE : *luciae*, en l'honneur de Mme Lucie BOURROUX, pour son soutien inconditionnel tout au long de ce travail.

AGE ET DISTRIBUTION : Cuisien inférieur de Pourcy et d'Avenay.

HYPODIGME : Av 202 BN.? : M_3.

DESCRIPTION

Le spécimen Py 54 L. porte des conules réduits sur les crêtes et accolés aux cônes; ils sont de taille équivalente. Le fort volume du parastyle par rapport à celui du métastyle est une caractéristique générale des M^3, ce dernier étant réduit à un prolongement labial du métacône. Le cingulum externe est bien développé. Le bassin est profond.

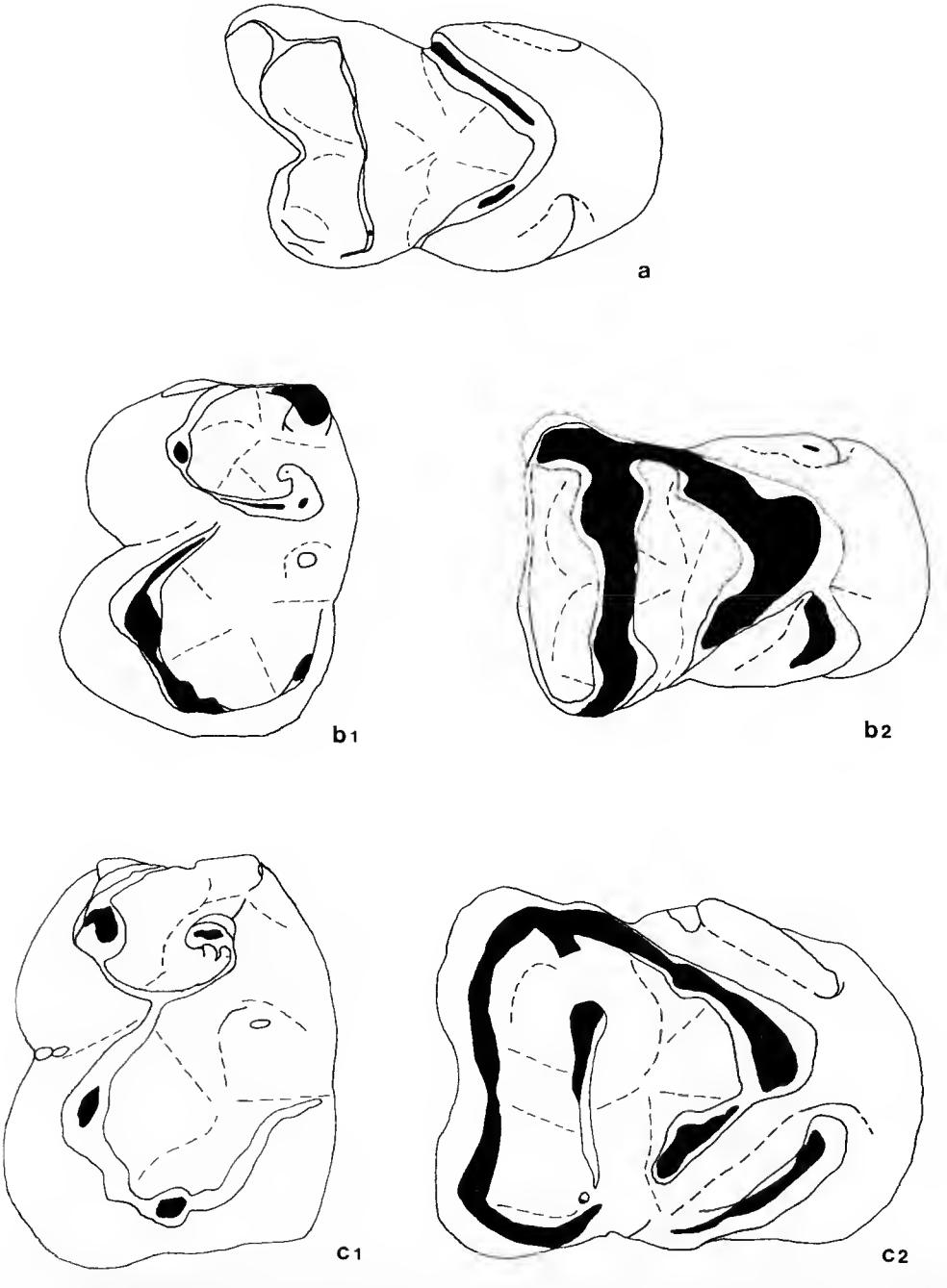


FIG. 8. — Représentation des dents jugales supérieures et inférieures gauches du genre *Franchaius*, a, *Franchaius luciae*, molaire supérieure; b, *Franchaius minimus*, molaire inférieure (b1), molaire supérieure (b2); c, *Franchaius russellonyx*, molaire inférieure (c1), molaire supérieure (c2).

Discussion

Le développement des styles et la profondeur du bassin sont jugés uniquement d'après le spécimen Py 54 L., Av 202 étant cassé. Aucun échantillon de la denture inférieure n'ayant pu être isolé, une description plus précise est donc remise à des découvertes ultérieures.

Le spécimen Av 202 BN possède un protocône presque rectiligne lingualement ; sa grande taille apparente n'empêche pas de le considérer comme appartenant à cette espèce mais son attribution définitive doit être réservée puisque l'on ne peut déterminer indubitablement son degré d'hypsodontie.

Franchaius minimus n. sp.

Type : Mu 197 L., M^1 gauche, de Mutigny (Marne) (pl. I, 3-5).

Diagnose : Le trigonide est nettement ouvert, l'hypsodontie est forte ; l'émail lingual est lisse (primitif) ; le métastylide est réduit (dérivé?) et non dédoublé (fig. 8b).

Étymologie : *minimus*, en raison de sa petite taille, par comparaison, en particulier, avec *Franchaius russellonyx*.

Age et distribution : Cuisien inférieur, à Pourcy et Mutigny.

Hypodigme : Py 1910 Coll. Lyon. : DP_4 ; Py 2 Cn. : M^1 ; Mu 6605 : M_2?; Mu 0031 : P^4.

Description

Les dents inférieures portent l'entostylide en position postéro-linguale. Leur paracristide est basse. Le point d'insertion de la crête oblique sur le trigonide est labial. Le bassin du talonide est profond.

Les dents supérieures présentent des styles réduits, un cingulum externe peu développé. Les conules se trouvent sur les crêtes. L'émail lingual est faiblement ridé. Le cingulum antérieur est court. Le cingulum postérieur est fort bien développé sur la M^1 (Py 26 Cn.), mais reste étroit sur la P^4 observée.

Discussion

Les caractéristiques de l'espèce, relatives aux dents supérieures, sont délicates à établir ; seuls les développements relatifs peuvent être évalués : styles par rapport aux cônes, et cingulum antérieur par rapport au cingulum postérieur, quoiqu'une « réduction » inhérente à la position dans la mâchoire affecte le cingulum antérieur des P^4 et des M^1 chez les Tillodontes.

Franchaius russellonyx n. sp.

Esthonyx munieri, en partie (Lemoine, 1891) ; Lemoine, 1889, fig. VII (9) ; Lemoine, 1891, fig. 32 ; Teilhard de Chardin, 1922 : 64.

Type : SA 720 L., M_2 gauche, de Saint-Agnan (Aisne) (pl. I, 8-11).

DIAGNOSE : Le métastylide est très développé et présente un renflement postérieur s'apparentant à un dédoublement ; l'émail labial inférieur a de grosses rides en relief ; le trigonide tend à être peu ou pas ouvert (primitif) ; la taille de cette espèce est importante par rapport à *Franchaius minimus* et *Franchaius lucius* (fig. 8c).

ÉTYMOLOGIE : *russellonyx*, en l'honneur de M. D. E. RUSSELL, pour m'avoir permis de réaliser cette étude ; « onyx » signifie griffe, il est utilisé ici pour rappeler les liens qui unissent Tillodontes nord-américains et français, cette terminaison étant largement employée au niveau des genres américains.

AGE ET DISTRIBUTION : Cuisien supérieur à terminal ; *Franchaius russellonyx* se retrouve dans les sites de Condé-en-Brie, Sézanne-Broyes, Saint-Agnan, Grauves et dans la faune agéienne de LEMOINE.

HYPODIGME : AL 17034 (nouveau numéro, anciennement 5174) : P_3 ; CB 1076 L. : M^2 ; CB 1075 L. : M_1 ; CB 230 : M_1 ; Sz 165 L. : M_2 ; SA 720 L. : M_2 ; SA 722 : M_2 ; SA 718 L. : P^4 ; SA 719 (?) : P_3 ; SA 721 (?) : P^4 ; Gr 7827 : M_2.

DESCRIPTION

En dehors des spécimens CB 230 (usure) et Sz 165 L. (réduit à une sorte de cuspide en regard du paraconide), les dents inférieures présentent un cingulum antérieur bien développé sur toute la largeur du mur antérieur. La paracristide est basse. Le métaconide est toujours très renflé et plus haut que le paraconide, voire le protoconide. Le trigonide est en général fermé ; chez le spécimen Gr 7827, il forme un U droit, légèrement refermé à son extrémité antérieure en raison du développement labial et postérieur du paraconide ; le trigonide du spécimen SA 720 L. forme un U étroit plutôt que fermé, dont l'extrémité antérieure et linguale se tord vers l'avant. A l'exception de CB 230 (usure ?), les dents inférieures portent un métastylide fort qui tend à se dédoubler à mi-hauteur. Certains spécimens présentent une ou plusieurs cuspides supplémentaires dans le sillon labial, entre protoconide et hypoconide : CB 1075 L. en porte une, tandis qu'un amas de deux ou trois petites cuspides s'observe chez le spécimen SA 720 L. La crête oblique s'insère labialement sur le trigonide. L'entoconide, en position postéro-linguale, est en cuspide ; l'hypoconulide forme généralement une cuspide mais peut être en crête (CB 1075 L.). La P_3 présente un paraconide plus antérieur que lingual ; il se développe en crête irrégulière (échancrée), arquée dans un plan horizontal. Le métaconide est réduit en comparaison de celui des autres dents jugales, mais reste net, quoique accolé au protoconide. La crête oblique s'attache très labialement sur le protoconide. Le talonide présente un bassin relativement profond, dont l'émail est faiblement ridé. Le sommet de l'hypoconide (?) forme une crête qui se prolonge sur tout le pourtour du talonide. L'émail labial est grossièrement ridé ; des boursouflures longilignes affectent également l'émail lingual, mais de façon moins marquée.

Le cingulum antérieur et les styles des dents supérieures sont peu développés (caractères plésiomorphes). Les styles sont fortement rejetés de part et d'autre des cônes (l' « oblicité » est très prononcée). L'ectoflexus est peu marqué ; le cingulum externe est net sur le spécimen CB 1076 L. (M^2 ?) et réduit sur SA 718 L. (P^4). Le cingulum postérieur est bien développé et, sans pour autant élargir le mur lingual de la dent, s'étend jusqu'à la base de la couronne. Le cingulum antérieur forme une tablette étroite, plus ou moins longue en fonction de la position de la dent dans la mâchoire. Les deux cingulums s'insèrent très lingualement par rapport au sommet du protocône. Les conules semblent faiblement développés et sont situés sur les crêtes correspondantes à l'exception du métaconule de la P^4, qui est interne à la postprotocrista. L'émail des dents supérieures est, à l'instar de celui des dents inférieures, fortement ridé.

Discussion

La denture supérieure est représentée par une P^4 (SA 718 L.), donc peu fiable comme il est précisé plus haut, et une molaire (CB 1076 L.) très abîmée, il serait donc abusif d'en tirer une description spécifique. CB 230 est attribuée au genre en raison de la position postéro-linguale de l'entoconide et de son degré d'hypsodontie, et à cette espèce, à cause de sa forte hypsodontie et de la fermeture du trigonide.

Le spécimen AL 17034 (pl. III, 21, 22), unique P_3 observée parmi les spécimens français (en dehors du douteux spécimen SA 719), est pour cette raison particulièrement détaillé ici. Son hypsodontie paraît forte, à l'observation comme par les calculs; cependant, ces derniers ont été établis à titre indicatif et doivent être considérés avec une prudente réserve en attendant la découverte et l'étude d'autres P_3.

Bien que *Franchaius minimus* et *Franchaius russellonyx* aient en commun un caractère non négligeable (une forte hypsodontie), il a paru nécessaire d'en faire des espèces différentes, en regard d'autres caractères qui les divisent en deux groupes homogènes (développement du métastylide, émail, ouverture trigonide, développement du cingulum postérieur, taille).

PLESIESTHONYX Lemoine, 1891

Espèce-type : *Plesiesthonyx munieri* Lemoine, 1891.

Diagnose : La molaire inférieure présente un entoconide en crête, en position linguale (synapomorphie?), ce qui implique une entaille du talonide relativement étroite; le trigonide est fermé (primitif?), la paracristide est haute; le métastylide est réduit (fig. 9).

Age et distribution : Cuisien inférieur et supérieur et peut-être également Cuisien terminal; ce genre se retrouve dans les localités de Mutigny, Avenay, Condé-en-Brie, Mancy (?) et au niveau de la faune agéienne.

Description

Le cingulum postérieur des dents supérieures est renflé sur toute sa hauteur (synapomorphie), entraînant ainsi un élargissement du mur lingual; le cingulum externe est développé; le cingulum antérieur est relativement large; l'émail est lisse et peu marqué, brillant. Les styles sont strictement labiaux par rapport aux cônes (« transverses »).

Discussion

Le choix du nom générique est motivé par la présence dans ce genre de l'une (AL 5174; M^3) des deux dents étudiées par Lemoine en 1889 qu'il nomma ensuite *Plesiesthonyx munieri* en 1891 (en compagnie d'une troisième attribuée depuis à un ordre différent); le second spécimen porteur du numéro de catalogue AL 5174, maintenant répertorié sous le numéro AL

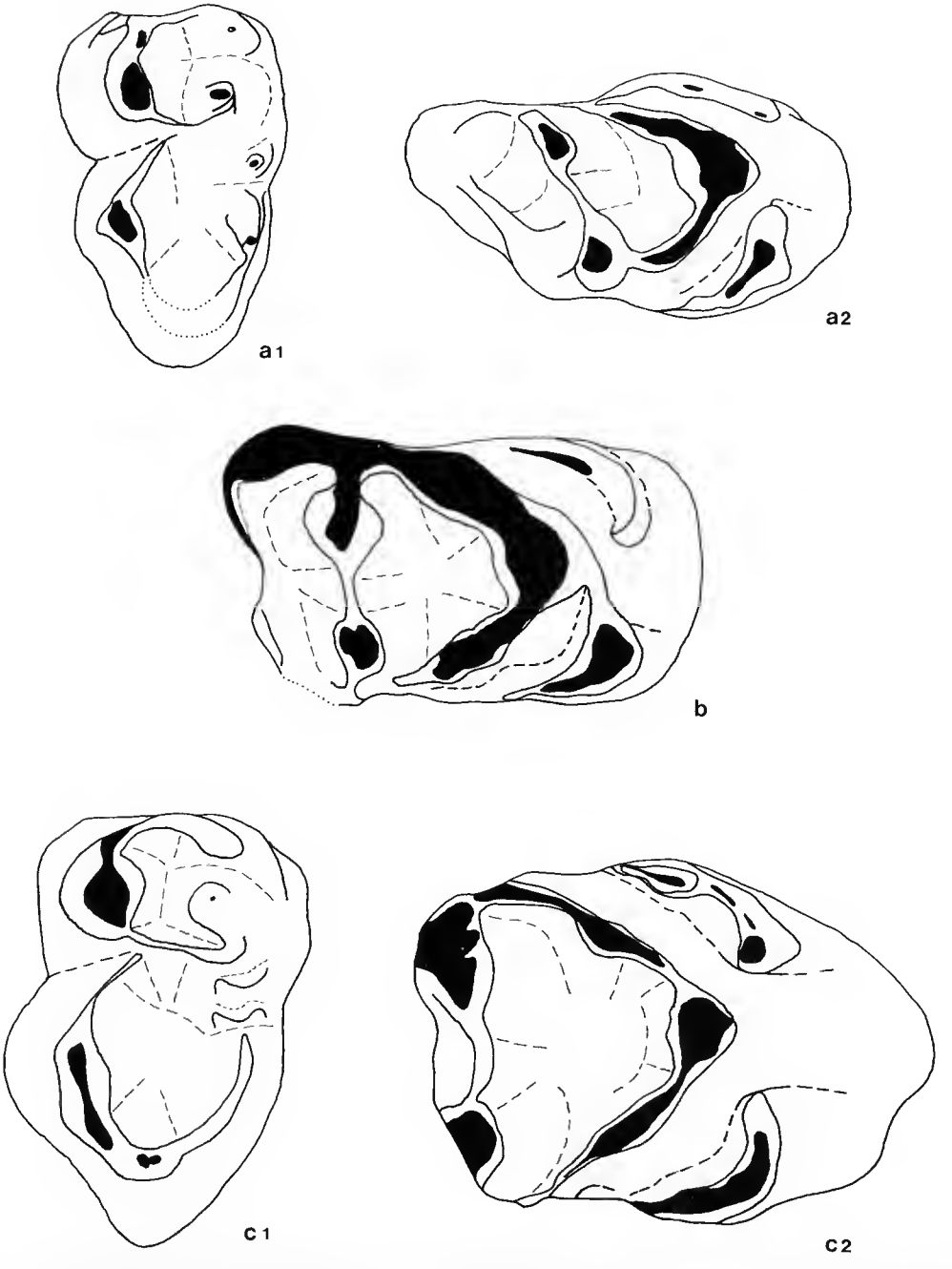


FIG. 9. — Représentation des dents jugales supérieures et inférieures gauches du genre *Plesiesthonyx*. a, *Plesiesthonyx munieri*, molaire inférieure (a1), molaire supérieure (a2); b, *Plesiesthonyx elongatus*, molaire supérieure, c, *Plesiesthonyx chardini*, molaire inférieure (c1), molaire supérieure (c2).

17034, est la P_3 (pl. III, 21, 22) attribuée à l'espèce *Franchaius russellonyx* et se trouve, de par sa position, peu utilisable dans l'établissement d'une diagnose.

Deux spécimens (Av 4767 et Av 5892) du Cuisien inférieur, présentent des caractères propres à les rapprocher du genre *Plesiesthonyx* : leur émail est particulièrement lisse; un renflement lingual à la base du cingulum postérieur dépasse celle du protocône lingualement. Malheureusement, les deux échantillons correspondent à des fragments trop réduits pour qu'il soit possible de désigner l'un d'eux comme type d'une espèce donnée. En attendant la découverte d'un spécimen représentatif de l'espèce, cette dernière ne sera pas nommée.

Plesiesthonyx munieri Lemoine, 1891

Esthonyx munieri, en partie (Lemoine, 1891); Lemoine, 1889, fig. VII (9), Lemoine, 1891, fig. 32; Teilhard de Chardin, 1922 : 64.

Type : AL 5174, M_3 gauche provenant de la faune agéienne (région d'Épernay, Marne) (pl. II, 13-15).

Diagnose : Le degré d'hypsodontie est faible. Un renflement proéminent suivi d'un rétrécissement au-dessous affectent la base linguale du protoconide et de l'hypoconide. Le métastylide est réduit. L'émail présente quelques irrégularités éparses, longilignes et peu profondes. Les spécimens attribués à cette espèce sont relativement petits (par rapport aux espèces *Plesiesthonyx elongatus* et *Plesiesthonyx chardini*) (fig. 9a).

Age et distribution : Cuisien inférieur et supérieur des couches de Mutigny, Avenay(?), Condé-en-Brie et au niveau de la faune agéienne.

Hypodigme : Mu 5124 : M_2; Av 1054 BN(?) : M^3; CB 103 P : M^3.

Description

Le spécimen Mu 5124 étant réduit à un talonide, la description s'inspire principalement du spécimen type AL 5174 (M_3). Le cingulum antérieur est court mais profond. La paracristide est haute. Le paraconide est accolé au métaconide, renflé, surtout labialement. La crête oblique s'insère labialement sur le protoconide. Le bassin est profond, à émail lisse.

Les dents supérieures attribuées à cette espèce présentent le renflement lingual caractéristique du protocône. Le cingulum antérieur forme une tablette renflée. Les styles sont développés (observés sur le spécimen CB 103 P. seulement). Le bassin est profond, à émail lisse. Le métaconule est réduit (Av 1054 BN) ou absent (CB 103 P.).

Discussion

Il faut discuter ici du spécimen Av 1054 BN (M^3?) qui présente le bombement lingual caractéristique de l'espèce *Plesiesthonyx munieri* (quoique plus faible que chez CB 103 P.), mais une hypsodontie moyenne (primitive); le problème est d'évaluer les hypothétiques tendances au parallélisme de chacun des deux caractères; il est difficile de trancher en l'état des connaissances actuelles en ce qui concerne les Tillodontes français, on peut cependant envisager la possibilité d'une double apparition du phénomène de diminution de l'hypsodontie,

en considérant éventuellement ce caractère comme une tendance générale au sein du genre *Plesiesthonyx*. Juger analogues les renflements linguaux très particuliers de leurs protocônes respectifs ne paraît pas raisonnable : une si nette déformation est probablement liée à une fonction particulière (ou une évolution vers une nouvelle fonction?) spécifique. Av 1054 BN est donc (provisoirement peut-être) intégré à l'espèce *Plesiesthonyx munieri*.

Plesiesthonyx elongatus n. sp.

Type : CB 671, M^3 gauche, de Condé-en-Brie (Aisne) (pl. II, 16-18).

Diagnose : La molaire supérieure paraît « transverse ». L'émail est légèrement marqué; les styles sont étendus mais relativement peu volumineux; le cingulum antérieur montre un accroissement de son volume par rapport au genre *Franchaius* et à l'espèce *Plesiesthonyx munieri*; la taille globale de la dent est également inférieure chez cette dernière. Le degré d'hypsodontie est faible (fig. 9b).

Étymologie : *elongatus*, en raison de sa morphologie « transverse ».

Age et distribution : Cuisien supérieur, à Condé-en-Brie uniquement.

Hypodigme : CB 1038.

Description

La paroi linguale des dents supérieures est légèrement bombée. Le bassin est profond et lisse. Les conules sont globuleux et internes par rapport à leur crête respective.

Discussion

Aucun des spécimens inférieurs n'a pu être rattaché à cette espèce.

Leur allure, élancée transversalement, justifie à elle seule la formation d'une espèce pour ces deux spécimens, de plus, leur cingulum antérieur n'est pas assez développé pour que l'on puisse les assimiler à des *Plesiesthonyx chardini*.

Plesiesthonyx chardini n. sp.

Esthonyx munieri, en partie (Lemoine, 1891); Teilhard de Chardin, 1922 : 64.

Type : AL 5175, M^3 (?) gauche, issue de la faune agéienne (région d'Épernay, Marne) (pl. II, 20).

Diagnose : La longueur x du protocône est grande par rapport à la largeur w (x/w = .46, contre .36 pour les autres espèces françaises). L'émail est très légèrement ridé. Le cingulum antérieur a augmenté en taille et en volume, de telle sorte qu'il tend à s'équilibrer avec le cingulum postérieur. La taille globale est supérieure à celle de *Plesiesthonyx munieri* et *Plesiesthonyx elongatus* et même à celle des spécimens du genre *Franchaius*. Les cuspides sont très renflées, ce qui confère aux dents une allure trapue. Le degré d'hypsodontie est faible (fig. 9c).

Étymologie : *chardini*, en l'honneur de P. Teilhard de Chardin, qui attribua le spécimen AL 5175 aux Tillodontes (1922).

Age et distribution : Partie supérieure du Cuisien inférieur, Cuisien supérieur et peut-être Cuisien terminal; les spécimens de l'espèce se répartissent dans les localités d'Avenay, Condé-en-Brie (?), Mancy (?), et naturellement au niveau de la faune agéienne.

Hypodigme : Av 4560 : M_3; CB 130 M (?) : M_1; Mn 66 L. (?) : M^3.

Description

Le cingulum antérieur des dents supérieures s'insère lingualement sur le protocône; il s'étend labialement au-delà du paraconule. De même, le cingulum postérieur s'étend jusqu'à l'aplomb du métacône. Le bombement du mur lingual est peu prononcé mais régulier. Les conules semblent se situer sur leur crête respective; le paraconule est globuleux, le métaconule est en crête.

Les dents inférieures présentent des cuspides renflées et la même allure trapue que les dents supérieures. Le cingulum antérieur est étroit et étendu (irrégulier chez le spécimen Av 4560). Le spécimen CB 130 M étant abîmé, les détails morphologiques suivants ont été observés sur Av 4560 (M_3). Le trigonide forme un U fermé en vue occlusale. Le métastylide réduit semble se dédoubler à la base. La crête oblique s'insère labialement, presque à l'aplomb de l'entaille qui sépare le protoconide de l'entoconide (« notch »), sur la paroi postérieure du trigonide.

Discussion

Av 4560 est rapprochée de Al 5175 en raison de sa taille relativement forte et surtout de sa morphologie particulière d'allure ramassée.

CB 130 est rattachée au genre *Plesiesthonyx* par la position linguale de son entoconide et à l'espèce *chardini* par sa grande taille.

L'état d'érosion avancée du spécimen Mn 66 L. ne permet pas d'affirmer avec toutes les certitudes requises son appartenance à l'espèce *Plesiesthonyx chardini* aux côtés du spécimen Al 5175, cependant, leur ressemblance morphologique est frappante, et leurs rapports x/w sont égaux. Cette nouvelle proportionnalité de x à w doit être considérée comme un caractère : ceci est une hypothèse, car seul un plus grand échantillonnage des Tillodontes français et de cette espèce en particulier apportera (peut-être) les preuves nécessaires à sa démonstration.

Discussion générale des diagnoses des spécimens français

Ce rapport a tenté d'établir les diagnoses sur les caractères privilégiés par les chercheurs nord-américains, afin de conserver une unité au sein de l'ordre des Tillodontes et faciliter les comparaisons. Malheureusement, l'utilisation de certains critères comme le renflement du métaconide, la hauteur de la paracristide a conduit à des rapprochements incohérents en regard d'autres caractères jugés importants par les auteurs américains eux-mêmes : l'hypsodontie (Stucky et Krishtalka, 1983) et la taille (Gingerich et Gunnell, 1979), par exemple. Ce phénomène (d'incohérence) peut être dû à diverses causes : d'une part l'abus d'utilisation

dans les diagnoses de caractères primitifs dont le degré d'évolution n'est pas précisé (et qui peuvent réunir, à tort, des spécimens déjà éloignés les uns des autres), d'autre part la surestimation de l'importance de quelques critères. L'exploitation des caractères plésiomorphes au niveau des diagnoses peut être volontaire (elle est quasiment indispensable chez les espèces très primitives et/ou peu connues), mais les deux (plésiomorphies utilisées à des fins diagnosiques ou caractères surestimés) sont parfois dus à l'ignorance de l'importance et/ou de l'état évolutif des caractères; ce dernier point visant tout particulièrement cette étude.

Les caractères dits « primitifs » le sont relativement au sein des Tillodontes français. Les diagnoses sont établies en corrélation les unes avec les autres, c'est la raison pour laquelle autant de caractères plésiomorphes sont consignés.

Certains critères semblent présenter des analogies (étendue du cingulum antérieur pour les dents inférieures, position et développement relatif des conules pour les dents supérieures par exemple), en l'absence d'arguments (preuves de corrélation soutenues par d'autres caractères jugés actuellement primordiaux et/ou nombreux) infirmant cette hypothèse, ils ne seront pas considérés en tant que caractères spécifiques mais plutôt comme les témoins d'un polymorphisme intra-spécifique.

Le nombre, relativement élevé, d'espèces (sept dont une non nommée) déterminées ici est justifié par l'importance des caractères qui les séparent et surtout par leur « synergie » : chacune d'elles est en effet basée sur un ensemble de critères qui concourent à l'isoler des autres. La tentative d'en réunir certaines réduit la diagnose à un ou deux caractères seulement, par exemple *Franchaius minimus* et *Franchaius russellonyx* dont le seul caractère commun, hormis ceux qui déterminent leur appartenance au genre et au taxon des Tillodontes, est une forte hypsodontie.

L'ensemble des espèces considérées s'étend sur une période d'environ sept Ma (Odin, 1990); les huit espèces (sept seulement pour Stucky et Krishtalka, 1983) réparties à l'intérieur des genres américains *Azygonyx* et *Esthonyx* couvrent une période de moins de quinze Ma (entre quinze et dix). Cependant, si les trois espèces du genre *Azygonyx* s'étendent sur un peu moins de dix Ma, les cinq espèces d'*Esthonyx* sont circonscrites à une période de sans doute quatre ou cinq Ma au maximum (Clarkforkien : —55-53, plus le Sandcoulee). Il ne paraît donc pas aberrant de déterminer autant d'espèces sur « si peu de temps » pour les spécimens français; et ce d'autant plus que la plupart sont contemporaines à l'inverse de nombre des espèces américaines.

Afin de démontrer la non-appartenance de deux échantillons à une même population, il faut établir la signification biologique de leurs différences (Simpson, Roe et Lewontin, 1960); les adaptations de la structure dentaire affectant la forme de la dent elle-même semblent plus significatives que les variations relatives de la taille. Une divergence de forme implique habituellement une différence de fonction, et témoigne donc d'une espèce différente. L'élaboration des diagnoses exige l'exploitation du plus grand nombre possible de caractères afin de bien rendre compte d'une espèce ou d'un genre, et justifier ainsi les divisions interspécifiques établies; les diagnoses des spécimens français tentent de remplir ce rôle. D'après l'observation des moulages des spécimens nord-américains, et à la lecture des diagnoses, les différences entre espèces semblent moins nombreuses et surtout moins primordiales que celles existant entre les espèces françaises susnommées, ce qui est un argument de plus, s'il en est besoin, en faveur du nombre d'espèces déterminées.

CORRÉLATIONS

Avant toute chose, il faut rappeler les caractères que possèdent en commun les espèces françaises : le paraconide est réduit, tant en taille qu'en volume, par rapport au métaconide; celui-ci limite l'étendue du bassin du trigonide en raison de son fort renflement lingual et, quel que soit la position de la dent sur la mâchoire, la crête oblique s'insère toujours labialement sur le protoconide; les dents supérieures montrent un paracône plus grand et plus fort que le métacône, la crête qui les unit est en U arrondi (vue linguale) pour les molaires, en V pour les quatrièmes prémolaires, les conules sont réduits. Parmi ces caractères, peu sont à prendre ici en considération, les autres étant distinctifs d'un grand nombre de genres voire de l'ordre entier (comme par exemple la supériorité du paracône sur le métacône). Il reste donc à disposition l'insertion labiale de la crête oblique sur le mur postérieur du trigonide, le bassin de ce dernier très réduit (métaconide très renflé), des conules moyennement réduits et peut-être des P_4, et surtout P_3 (pl. III, 21) très molarisées (par comparaison avec les P_{2-3} des autres Tillodontes); il reste à vérifier que le phénomène ne soit pas restreint au seul genre *Franchaius* auquel elles appartiennent. Il serait peut-être possible de prendre également en compte la tendance au bombement des murs linguaux supérieurs. Les seuls caractères indiscutables sont donc des caractères peu ou pas « évolués » (relativement à l'intérieur de l'ordre des Tillodontes); il n'est donc pas possible d'écarter l'hypothèse d'un diphylétisme au sein des Tillodontes français entre les genres *Franchaius* et *Plesiesthonyx*.

L'établissement de corrélations entre spécimens nord-américains et français doit être fait en tenant nécessairement compte de plusieurs contingences; à savoir, les caractères dentaires, en essayant au maximum d'écarter les plésiomorphies des comparaisons, l'âge des divers spécimens et la paléobiogéographie; ces deux derniers points apportent une précision « négative » sur les éventuelles filiations au sein des Tillodontes.

L'objectif n'étant pas, ici, d'étudier les spécimens nord-américains, les relations entre eux et les spécimens européens sont établies sur la base de quelques caractères sans trop insister sur leur divers états et leur implication au sein des lignées américaines.

Les études comparatives de ces dernières, prises séparément, avec l'ensemble des spécimens français, puis, avec chaque genre, n'ont pas apporté la preuve irréfutable de l'existence de liens étroits entre Tillodontes européens et nord-américains : l'ensemble des spécimens français ne peut être rattaché au genre *Esthonyx* (« lignée 2 », car seconde à apparaître en Amérique du Nord, à l'Éocène inférieur). Un caractère (dérivé?), réunit cependant *Franchaius* et *Esthonyx* : la position postéro-linguale de l'entoconide; mais de nombreux caractères les séparent, qui correspondent à d'autres apomorphies de la lignée 2 nord-américaine (dont certaines tendances s'amorcent dans la lignée 1) (*Azygonyx*), apparue au Paléocène supérieur; l'exemple le plus frappant est le développement du cingulum postérieur : large à la base et immédiatement dans le prolongement du protocône, de telle sorte que le mur lingual de la dent supérieure a une forme de triangle; il est par ailleurs tout à fait rectiligne pour les trois espèces du genre *Esthonyx* et pour *Azygonyx latidens* et *Azygonyx grangeri*. La position similaire de l'entoconide doit alors être considérée comme un parallélisme (ou en tant que caractère primitif), après évaluation du nombre de réversions

qu'aurait dû subir la lignée du genre *Franchaius* afin d'atteindre le stade auquel nous l'observons. Il est donc clair que les Tillodontes français ne dérivent pas du genre *Esthonyx* (Es : abréviation sur les figures 10 et 11), ce qui n'est pas surprenant vu leurs âges contemporains (Wasatchien et Yprésien).

Franchaius et *Plesiesthonyx* peuvent être raccordés ensemble à l'espèce *Azygonyx xenicus* sur la base de caractères plésiomorphes (mur non rectiligne, émail peu marqué à l'origine, cingulum postérieur peu développé); cela paraît plutôt hâtif et déplacé, du point de vue phylogénétique, d'en conclure à une relation de parenté étroite entre *Azygonyx xenicus* et les espèces françaises. Dans l'hypothèse d'un monophylétisme des espèces françaises, le développement du cingulum postérieur d'*Azygonyx xenicus* (Ax), en hauteur, est trop avancé pour que le genre *Franchaius* (Fr) puisse en dériver, sauf par un phénomène de réversion peu probable puisqu'il semble s'élargir au cours du temps à l'intérieur du genre. Il faut alors envisager un développement parallèle de ce cingulum chez *Azygonyx xenicus*, *Plesiesthonyx* et *Esthonyx* : l'hypothèse d'un triple parallélisme ne peut être raisonnablement retenue, lorsque celui-ci se présente ainsi au sein d'un ordre à l'intérieur duquel le caractère concerné semble montrer le sens de l'évolution (fig. 10).

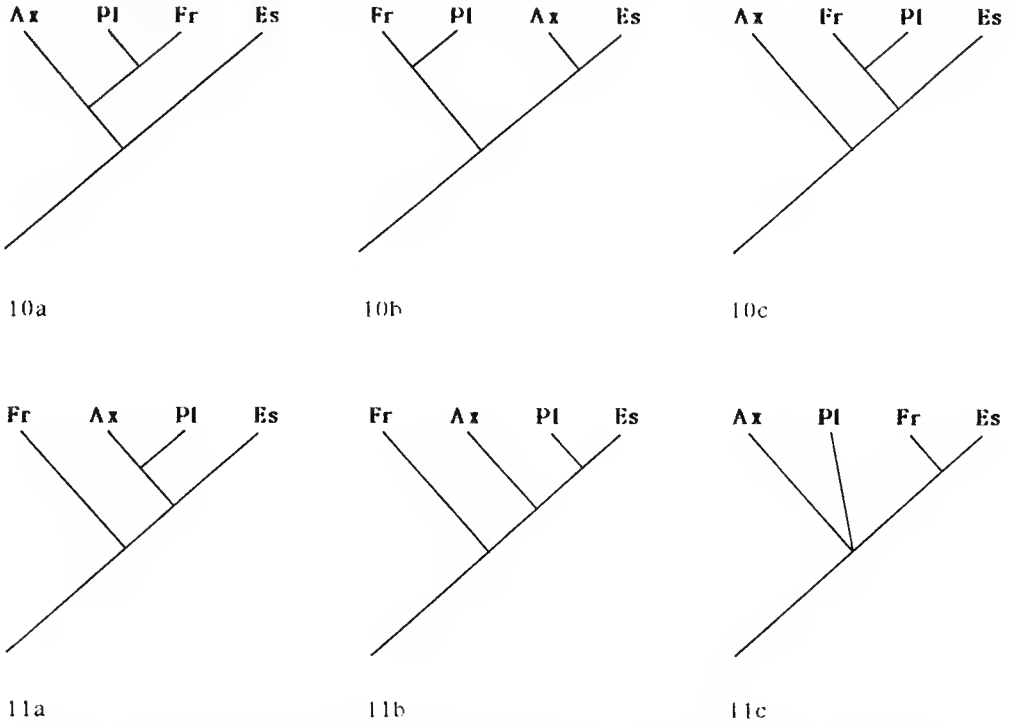


FIG. 10. — Modèles phylogénétiques dans l'hypothèse du monophylétisme des genres français.

FIG. 11. — Modèles phylogénétiques dans l'hypothèse d'un diphylétisme entre les deux genres français.

Pour diminuer la longueur de l'arbre et établir ainsi une hypothèse plus parcimonieuse, il faut déplacer les genres *Franchaius* et *Plesiesthonyx* : lorsqu'on postule l'existence d'un ancêtre

commun entre les genres français et la lignée 2 américaine (fig. 10b), deux solutions s'offrent alors : une réversion du développement du cingulum postérieur chez *Franchaius* (improbable comme cela est explicité plus haut) ou parallélisme, pour ce même caractère, entre *Plesiesthonyx* et l'ensemble des genres américains. L'hypothèse semblerait raisonnable si l'on ne tenait compte de la position de l'entoconide, postéro-linguale chez *Franchius* et *Esthonyx*, linguale chez *Azygonyx xenicus* et *Plesiesthonyx* ; si la position postéro-linguale est dérivée, le modèle (b) implique un parallélisme entre *Franchaius* et *Esthonyx*, sinon, c'est alors *Plesiesthonyx* et *Azygonyx xenicus* qui présentent une analogie au niveau de ce caractère ; il n'est pas possible de trancher définitivement quant à ses états apomorphe et plésiomorphe en raison du faible nombre de spécimens inférieurs des genres les plus anciens mis à jour actuellement. Quoi qu'il en soit, un phénomène de parallélisme supplémentaire s'ajoute à celui portant sur le caractère « développement du cingulum postérieur », ce qui rend l'hypothèse beaucoup moins crédible.

Si l'on considère les Tillodontes français et la lignée 2 (*Esthonyx*) américaine (fig. 10c), il faut, comme pour l'arbre (a), envisager une réversion ou un triple parallélisme, avec le manque de fiabilité que cela implique.

Force est donc de tester l'hypothèse de diphylétisme des genres *Franchaius* et *Plesiesthonyx* (fig. 11).

Si l'on compare l'un avec l'autre le genre *Plesiesthonyx* et l'espèce *Azygonyx xenicus*, une synapomorphie apparaît entre *Plesiesthonyx* et *Azygonyx xenicus* : le cingulum postérieur est renflé sur toute sa hauteur (fig. 11a) ; *Azygonyx xenicus* et *Plesiesthonyx* partageraient alors au moins deux autres caractères dérivés (?) : position linguale de l'entoconide et réduction du métastylide.

Si *Plesiesthonyx* et *Esthonyx* sont deux groupes frères (fig. 11b), deux réversions (ou parallélisme selon le degré d'évolution attribué aux caractères) s'imposent pour *Plesiesthonyx* : au niveau de la « position de l'entoconide » et du « développement du métastylide », cela semble peu réaliste, mais en l'absence d'informations supplémentaires, tant sur les Tillodontes que sur les taxons voisins (susceptibles de fournir éventuellement des précisions sur certains caractères dont le degré d'évolution est difficilement évaluable à l'échelle de l'ordre), le problème de ce « point triple » ne sera pas éclairci (fig. 11c).

L'hypothèse d'une proche parenté entre *Franchaius* et *Esthonyx* (fig. 11c) n'est pas recevable en raison de la réversion qu'elle implique chez le genre français au niveau du développement du cingulum postérieur.

Quoi qu'il en soit, *Azygonyx xenicus* reste l'espèce la plus proche des espèces françaises de la seconde lignée (*Plesiesthonyx*), parmi les nord-américaines (c'est pour cette raison qu'elle est seule, séparée du reste de la lignée 1 nord-américaine), surtout en raison de son moindre degré d'évolution par rapport à la lignée 2 (*Esthonyx*) et aux quatre autres espèces du genre *Azygonyx*, qui ne permet pas, à priori, de déterminer leurs liens de parenté avec certitude (il serait peut-être intéressant, à ce sujet, d'estimer ses plus proches parents...). L'observation du moulage d'un spécimen d'*Azygonyx xenicus*, UM 66166, a permis de noter une ressemblance frappante entre les molaires supérieures (fragments linguaux seulement) des spécimens Av 5892, M^1, et Av 4767 (attribués provisoirement au genre *Plesiesthonyx*), et la M^1 d'*Azygonyx xenicus* : le même renflement basal du cingulum postérieur dépassant le bord lingual du protocône s'observe. Ceci tend à confirmer l'hypothèse selon laquelle *Plesiesthonyx* aurait un ancêtre commun particulièrement proche avec *Azygonyx xenicus*.

Les arguments stratigraphiques et paléogéographiques ne contredisent pas ces hypothétiques relations de parenté, limitées entre *Azygonyx xenicus* et *Plesiesthonyx*, ni le diphylétisme des deux genres français : *Plesiesthonyx* n'a été trouvé jusqu'à présent que dans la partie supérieure du Cuisien inférieur, alors que *Franchaius* apparaît au niveau de couches plus anciennes, très proches de la limite inférieure de l'Éocène ; il faut rappeler qu'*Azygonyx xenicus* est circonscrit au Clarkforkien (Paléocène supérieur), ce qui rend envisageable l'hypothèse d'une migration de Tillodontes nord-américains vers l'Europe à cette époque (l'Atlantique Nord ne s'ouvre qu'aux environs de —46 Ma), suivie d'une différenciation, aux côtés d'un genre déjà installé, *Franchaius*, dont la divergence d'avec les spécimens américains semble être antérieure. Ce « scénario » a l'énorme défaut de ne pouvoir être démontré de manière indiscutable. Il serait souhaitable que des preuves (en l'occurrence, des synapomorphies incontestables) viennent étayer son hypothèse ; une étude corrélative approfondie des caractères dentaires sur l'ensemble des Tillodontes permettrait sans doute, en gardant une certaine unité de jugement, de déterminer avec moins d'incertitudes le degré d'évolution des divers caractères et ainsi mieux établir les liens éventuels entre « sous-groupes » (genre ou espèce).

HISTOIRE ET ÉVOLUTION

Le problème des relations phylogénétiques au sein des Tillodontes, ainsi qu'entre eux et les ordres mammaliens éocènes et actuels, a donné lieu à maintes publications, depuis Cope (1874, 1876*a*) jusqu'aux recherches des dernières décennies (Van Valen, 1963 ; Stucky et Krishtalka, 1983 ; Ting et Zheng, 1989, notamment). Les données actuelles sur l'évolution des Tillodontes prennent en compte deux contingences : les caractères dentaires et la paléogéographie.

Bien que sans doute insuffisants pour appréhender une phylogénie rigoureuse, les caractères dentaires, en l'occurrence les plus disponibles dans cet ordre, permettent d'esquisser l'histoire évolutive des Tillodontes. Une étude approfondie des caractères de l'ensemble du taxon n'ayant pu être effectuée au cours de ce travail, les données fournies par les recherches du Stucky et Krishtalka (1983), ainsi que celles de Ting et Zheng (1989) y ont été intégrées, l'objectif étant de replacer les populations françaises dans le contexte phylogénétique de l'ordre entier (fig. 12).

Les Tillodontes de l'Éocène moyen et supérieur n'ont pas été étudiés en détail ; leur position phylogénétique, établie par Stucky et Krishtalka (1983) ne sera donc pas discutée.

Ces auteurs ont déterminé un métastylide « plus fort » au niveau (4) ; cependant, les genres *Azygonyx* et *Plesiesthonyx* présentent un faible développement de cette cuspide ; c'est la raison pour laquelle le caractère « métastylide fort » est placé (provisoirement) au niveau du nœud (6), en attendant la découverte de spécimens inférieurs de *Meiostylodon* qui détermineraient éventuellement son apparition au nœud (5).

A l'échelle de l'ordre, l'augmentation de l'hypsodontie des dents inférieures est nette « à partir » de la lignée 2 américaine (*Esthonyx*) seulement ; Stucky et Krishtalka (1983) l'ont jugée plus ancestrale : au niveau (4).

Le genre *Meiostylodon* est placé entre *Azygonyx* et *Plesiosthonyx*, d'une part, et *Esthonyx* d'autre part, en raison du fort élargissement du cingulum postérieur, contre l'avis de STUCKY et KRISHTALKA (1983) qui le situaient entre *Lofochaius* et *Azygonyx*, déterminant le caractère commun à tous les Tillodontes en dehors de *Lofochaius* comme étant le « cingulum postérieur en plateau étendu ». L'observation de *Meiostylodon* montre un cingulum postérieur bien développé et un mur lingual comparables à ceux du genre *Esthonyx* quoiqu'un peu moins volumineux, ceci explique sa position sur la figure 12.

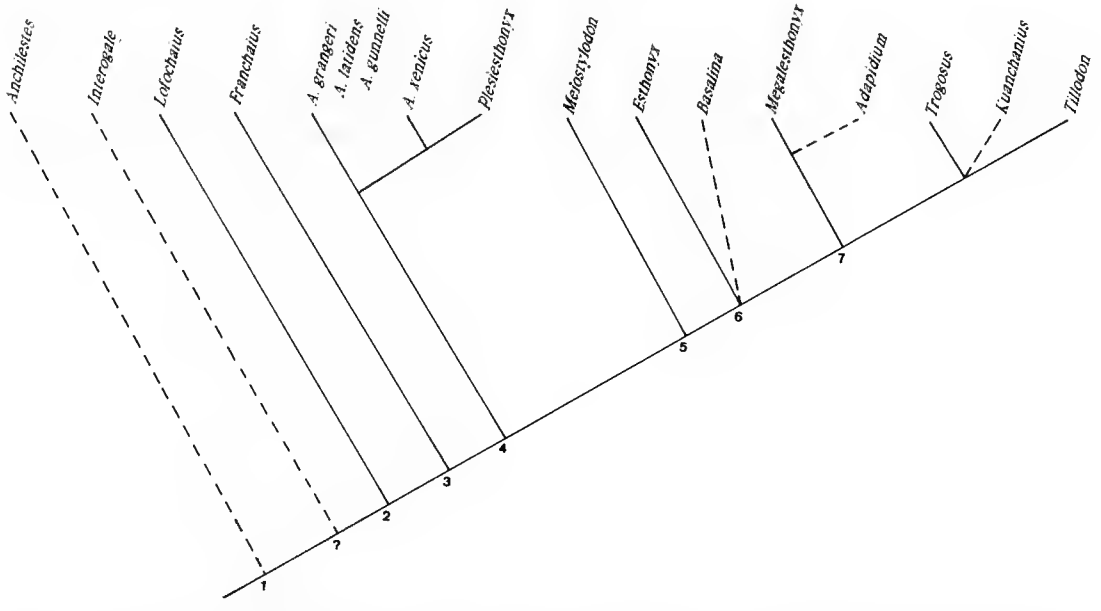


FIG. 12. — Diagramme d'une phylogénie hypothétique retraçant l'histoire évolutive des Tillodontes; modifié, d'après STUCKY et KRISHTALKA, 1983. Les caractères donnés par ces auteurs sont repris ici dans la mesure où ils peuvent être évalués chez les spécimens français. **1** : hypoconulide (?); **2** : P^4-M^3, styles en ailes saillantes; cingulum postérieur; **3** : bombement du mur lingual supérieur faible; métastylide (?); **4** : renflement du cingulum postérieur sur toute la hauteur de la couronne des dents jugales supérieures; **5** : mur lingual rectiligne et en triangle; cingulum postérieur plus étendu; **6** : P_4-M_3 plus hypsodontes; bassins plus profonds; M^{1-3} à conules réduits; crête oblique à insertion linguale sur le métaconide pour M_{2-3}; métastylide plus fort; **7** : P_4-M_3 plus hypsodontes; M_{1-3} à cristide oblique d'insertion linguale sur le métaconide; augmentation notable de la taille.

TING et ZHENG (1989) considèrent *Lofochaius* comme étant proche des Pantodontes et n'appartenant pas à l'ordre des Tillodontes, principalement en raison de l'étendue des cingulums postérieurs et antérieurs qui rejoignent les styles, et de la jonction des préprotocrista et postprotocrista avec le paracône et le métacône respectivement. Il n'est pas possible de trancher en ce qui concerne le premier caractère, sans connaître ses états apomorphes et plésiomorphes; s'il se montre ici sous son état primitif, cela ne prouve pas sa non-appartenance aux Tillodontes. La jonction de la postprotocrista avec le métacône s'observe chez les spécimens français et chez *Azygonyx xenicus*; ces jonctions des protocrista avec les cônes pourraient donc bien être des caractères primitifs à l'échelle de l'ordre. *Lofochaius* est

donc laissé ici au sein des Tillodontes, en attendant d'en connaître plus sur ses caractéristiques dentaires, de la denture inférieure notamment (aucun échantillon actuellement).

Le genre *Interogale* pose un problème particulier : anciennement attribué aux Anagalidés, le seul spécimen connu est une mâchoire inférieure dont les M_{1-3} sont dépourvues de métastylide, critère pourtant spécifique des Tillodontes (d'après la diagnose de l'ordre par GAZIN, 1953); ainsi, soit *Interogale* n'appartient pas à ce taxon, soit, et ce serait plus vraisemblable si l'on en croit TING et ZHENG (1989), il faudrait faire passer le caractère « métastylide » au niveau de la famille des Esthonychidae et en créer une seconde. *Interogale* présente des caractères plésiomorphes au niveau de l'ordre : entoconide postéro-lingual, crête oblique à insertion labiale sur le trigonide pour toutes les dents jugales et, notamment, hypoconulide allongé sur les M_3. TING et ZHENG (1989) considérant ce dernier caractère comme étant la condition *sine qua non* pour appartenir à l'ordre des Tillodontes, cela confirme, d'après eux, l'appartenance à ce groupe (GAZIN avait placé ce caractère dans la diagnose des Esthonychidae). *Interogale* est très petite : « A tillodont smaller than any other known genus. » (TING et ZHENG, 1989), cela semblerait aller dans le sens d'une interprétation de cette forme comme étant primitive parmi les Tillodontes; mais, par ailleurs, elle apparaît après *Meiostylodon*, stratigraphiquement parlant, ce qui ne s'oppose pas forcément à son appartenance à l'ordre, mais la rend plus incertaine.

Anchilestes est considéré par TING et ZHENG (1989) comme étant le plus ancien des Tillodontes. Les molaires inférieures, comme celles d'*Interogale*, ne possèdent pas de métastylide; les principaux caractères semblent correspondre aux plésiomorphies du groupe, notamment : un trigonide en V aigu (vue occlusale) et une P_4 non molarisée. Il apparaîtrait donc comme l'ancêtre optimal (?).

Quel que soit l'ancêtre hypothétique des Tillodontes, les connaissances actuelles amènent à penser qu'il se trouvait en Asie, au Paléocène (plutôt inférieur très certainement).

Si les échanges fauniques furent possibles pendant environ 12 Ma (—58... —46) entre Amérique du Nord et Europe, le passage d'Asie en Europe était plus aléatoire du Paléocène à la fin de l'Éocène (—34 Ma) : une mer épicontinentale, en provenance du nord, a interdit les échanges fauniques (en dehors peut-être de quelques migrations ponctuelles au Crétacé supérieur, grâce aux terres encore non immergées), notamment au Paléogène inférieur et moyen (Paléocène et Éocène), si l'on excepte une hypothétique possibilité de passage par l'Afrique (qui entre en contact avec l'Europe au Crétacé supérieur).

Force est donc d'envisager l'arrivée des Tillodontes en Amérique par le Détroit de Bering, et leur établissement en Europe après migration(s) d'ouest en est en provenance de l'Amérique du Nord, rendue(s) possible(s) par la régression vers le nord, amorcée au Crétacé supérieur, de la mer du Cannonball (fig. 13).

Les Tillodontes français sont déjà bien différenciés lorsque la liaison Europe-Amérique du Nord est rompue par l'ouverture de l'Atlantique Nord, à —46 Ma environ.

Les échanges fauniques directs entre Asie et Europe ne sont rendus possibles qu'à l'Oligocène, époque à laquelle aucune découverte, à ce jour, ne témoigne de la survivance des Tillodontes; auquel cas il faudrait en tenir compte dans l'établissement de la phylogenèse.

Les migrations au niveau « régional » ont été envisagées par COPE (1874, 1875, 1876*b*) ; il note des différences entre les populations mammaliennes de New Mexico et celles du Wyoming; il en déduit que cette dernière dériverait par migration d'une population plus au sud. Cela ne se vérifie pas pour les Tillodontes, en tout cas, puisque seule l'espèce *Esthonyx*

bisulcatus se retrouve dans le bassin de San Juan (au niveau du Lysitéen), tandis que celles du genre *Azygonyx* (Clarkforkien et Wasatchien inférieur) sont localisées dans les gisements du Wyoming.

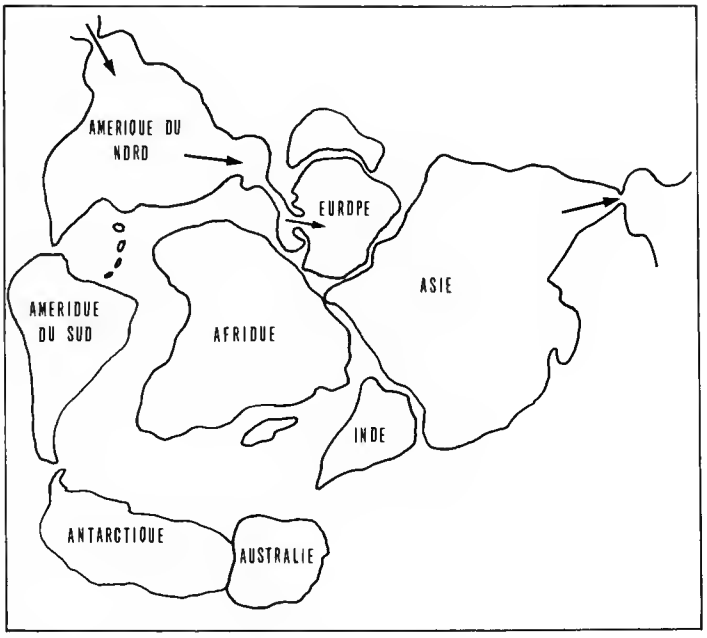


FIG. 13. — Migrations des Tillodontes au Paléocène. Les flèches indiquent le sens migratoire supposé. (D'après SAVAGE et RUSSELL, 1983.)

CONCLUSION

Il faut rendre hommage à la clairvoyance de LEMOINE qui a su distinguer, sur un très petit échantillonnage, les différences existant entre Tillodontes américains et français. L'apport de nouveaux spécimens à la collection du Muséum national d'Histoire naturelle a confirmé leurs divergences.

Au sein des spécimens français eux-mêmes, les différences morphologiques observées ont nécessité leur morcellement en six espèces réparties dans deux genres : *Plesiesthonyx* Lemoine, 1891 et *Franchaius* n. g., dont les corrélations respectives avec les lignées américaines ont démontré la double origine. Celle-ci témoigne de la fréquence et de l'importance des échanges fauniques entre l'Amérique du Nord et l'Europe au Paléocène (plus faibles), voire à l'Éocène inférieur (nombreux).

L'analyse des caractères dentaires et de leur importance relative au sein du taxon permet, à l'aide des données paléogéographiques, de reconstituer son histoire évolutive : il prit

naissance en Asie, se poursuivit en Amérique du Nord, puis en Europe, grâce aux migrations de populations auxquelles l'isolement géographique permit ensuite de se différencier.

La diversité, que l'étude des Tillodontes de Grande-Bretagne et la découverte de spécimens allemands bien conservés permettraient peut-être de mieux appréhender, ainsi que la vaste répartition des spécimens fossiles prouvent l'existence d'un ordre florissant à l'Éocène inférieur et largement répandu dans tout l'hémisphère Nord.

Son origine n'est pas encore définitivement établie; elle se situerait, en tout état de cause, au niveau des formes mammaliennes du Paléocène. C'est, la plupart du temps, parce qu'ils attachent particulièrement de l'importance à des caractères différents que les divers auteurs qui se sont penchés sur le sujet ont rapproché l'ordre des Tillodontes de taxons aussi variés que les Toxodontia (Cope, 1874), les Taeniodonta (Cope, 1876*a*), les Creodonta (Cope, 1889), et de bien d'autres [dont certains perdurent encore actuellement tels que les Insectivores (Zittel, 1925), jusqu'aux théories des dernières décennies : des Pantodontes (Gazin, 1953), des Condylarthres (Van Valen, 1963) et enfin des Anagalidés (Ting et Zheng, 1989)]. Tout cela démontre la nécessité d'une détermination rigoureuse du degré évolutif des caractères, indispensable à l'identification des groupes-frères des Tillodontes. C'est par l'observation et la comparaison des caractères, élargies à l'ensemble de la faune mammalienne paléocène et éocène que l'origine des Tillodontes pourrait être appréhendée dans toute sa complexité.

Remerciements

Je suis heureuse de pouvoir remercier ici M. D. E. Russell qui m'a guidée et conseillée tout au long de cette étude.

M. Serrette a réalisé les photographies. Mme Pilard a effectué le montage des planches.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Berggren, W. A, *et al.*, 1985. — Paleogene geochronology and chronostratigraphy. *Mem. Geol. Soc. London*, **10** : 141-186.

Cavelier, C., 1897. Aspect et évolution géologique du bassin de Paris. *Bull. inf. géol. Bassin parisien*, mém. h.-s., **6** : 243-270.

Cavelier, C., et C. Pomerol, 1986. Stratigraphie of the Paleogene. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 8e sér., **2** (2) : 255-265.

Cope, E. D., 1874. — Report upon vertebrate fossils discovered in New Mexico with descriptions of new species. *In* : Geographical explorations and survey west of the hundreth meridian, appendix FF3 : 1-8.

— 1875. — Systematic catalogue of Vertebrata of the Eocene of New Mexico, collected in 1874. *In* : Geogr. expl. and surv. west of the hundreth meridian : 1-37, pl. 1.

— 1876*a*. — On the Taeniodonta, a new group of Eocene Mammalia. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **28** : 39.

— 1876*b*. — On the geologic age of the vertebrate fauna of the Eocene of New Mexico. *Palaeont. Bull.*, **21** : 1-3.

— 1889. — Synopsis of the families of Vertebrata. *Am. Natural.*, **21**, serie 2 : 849-877.

Franzen, J. L., et H. Haubold, 1986. — Ein neuer Condylarthre und ein Tillodontier (Mammalia) aus dem Mitteleozän des Geiseltales. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **16** (1) : 35-53, 2 fig., 3 pl.

GAZIN, C. L., 1953. — The Tillodontia : an early Tertiary order of mammals. Smithsonian Institution, *Smithson. misc. coll.*, **121** (10) : 1-110, 38 fig., 16 pl.

GINGERICH, P. D., 1989. — New earliest Wasatchian mammalian fauna from the Eocene of North Western Wyoming : composition and diversity in a rarely sampled high-flood plain assemblage. *Univ. of Michigan, Papers Paleont.*, **28** : I-IX, 1-97, 50 fig.

GINGERICH, P. D., et G. F. GUNNELL, 1979. — Systematics and evolution of the genus *Esthonyx* (Mammalia, Tillodontia) in the early Eocene of North America. *Contr. Univ. Mich.*, **25** (7) : 125-153.

GODINOT, M., coord., 1987. — Mammalian reference levels MP 1-10. International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene, edited by N. Schmidt Kittler : 17-23, 3 tabl.

LEMOINE, V., 1889. — Considérations générales sur les vertébrés fossiles des environs de Reims et spécialement sur les mammifères de la faune cernaysienne. C. r. séances du Congrès International de Zoologie : 233-279, 8 fig.

— 1891. — Étude d'ensemble sur les dents des mammifères fossiles des environs de Reims. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 3e sér., **19** : 263-290, 2 pl.

MADDISON, W., et D. MADDISON, 1987. — MacClade, version 2-1. For the Apple Macintosh TM : 1-55.

MARSH, O. C., 1875. — New order of Eocene Mammals. *Am. J. Sci. Arts*, **9** : 221 p.

ODIN, G. S., et KREUZER, 1988. — Geochronology : some geochronological calibration points for lithostratigraphic units. *In* « The Northwest European Tertiary Basin », *Geol. Jahrb.*, Reihe A, Heft 10, chap. 5 : 403-410, 12 fig., 2 tabl.

ODIN, G. S., et C. ODIN, 1990. — Échelle numérique des temps géologiques. *Geochronique*, **35** : 12-19.

SAVAGE, D. E., et D. E. RUSSELL, 1983. — Mammalian paleofaunas of the world. Audison-wesley publishing company : 432 p.

SIMPSON, G. G., A. ROE et R. C. LEWONTIN, 1960. — Quantitative zoology. Revised edition, Harcourt, Brace & Co., New York : 1-440, 64 fig., 106 ex., 5 tabl.

STUCKY, R. K., et L. KRISHTALKA, 1983. — Revision of the Wind River faunas, early Eocene of Central Wyoming. Part 4. The Tillodontia. *Ann. Carneg. Mus.*, **52** (art. 17) : 375-391, 3 fig., 3 tabl.

TEILHARD DE CHARDIN, P., 1922. — Mammifères de l'Éocène inférieur français. *Ann. Paléont.*, **11** : 9-116, 42 fig., 8 pl.

TING, S. Y., et J. ZHENG, 1989. — The affinity of *Interogale* and *Anchilestes* and the origin of Tillodontia. *Vertebr. palasiat.*, **27** (2) : 81-87, 1 pl.

VAN VALEN, L., 1963. — The origin and status of the mammalian order Tillodontia. *J. Mammal.*, **44**, (3) : 364-373, 2 pl.

VIANEY-LIAUD, M., 1985. — Nouvelle quantification de l'hypsodontie chez les Theridomyidae : exemple de *Theridamys ludensis* n. sp., *Palaeovertebrata*, **15** (3) : 159-172, 6 fig.

ZITTEL, K. A. VON, 1925. — Text-book of paleontology, vol. III : mammalia. (Revised by M. Schlosser), Macmilan & Co., limited St Martin street, London : 1-316, 374 fig.

ANNEXE 1

Échelle stratigraphique de l'Yprésien de la région de Reims-Épernay (est du Bassin de Paris). A : ODIN et Kreuser, 1988 ; ODIN et ODIN, 1990 ; B : BERGGREN *et al.*, 1985. NP : zones à nannoplancton ; W : zones à dinoflagellés ; MP : zones à mammifères.

AGES A	AGES B	EPOQUES	ETAGES STANDARDS		ETAGES REGIONAUX SUBDIVISIONS	NP	W	MAMMIFERES MP	G	LOCALITES	FORMATIONS SEDIMENTAIRES
		EOCENE MOYEN	Lutetien		Bruxellien			MP11			Calcaire grossier
46/ 52					Panelisien supérieur	NP14					
					Panelisien inférieur		W7	MP10			
				Cuisien		NP13				Premontre Grauves Mancy Cuis Saint-Agnan	
					Cuisien terminal						Sables à unios et teredines
		EOCENE			Cuisien supérieur	NP12	W6		*Lophiodon*	Sezanne Broyes Brasles Conde en Brie Faune agerenne	
49,4/55,2			Ypresien								
							W5			Avenay Mutigny Herne Bay	Argile à lignites d'Epernay
		INFERIEUR			Cuisien inférieur	NP11	W4 W3 W2		*Hyracotherium*		
						NP10		MP8/9			
				Ilerdien	Sparnacien supérieur		W1		*Coryphodon*		
					Sparnacien inférieur et basal	NP9		MP7		Harwich Meudon Pourcy	Marnes de Mont-Bernon
53/ 58											

L'annexe 1 reproduit une des dernières esquisses de l'échelle stratigraphique de l'Éocène de l'est du bassin parisien. Il réunit des informations issues des travaux de CAVELIER et POMEROL (1986), CAVELIER (1987) ainsi que les conclusions de l' « International Symposium on Mammalian Biostratigraphy of the European Paleogene » (février 1987) rapportées par GODINOT. L'Ilerdien est caractérisé par des biozones à alvéolines et à nummulites, la base du Cuisien par le niveau à *Nummulites planulatus*, et son sommet par la partie terminale de la biozone W6 (dinoflagellés). La limite supérieure de l'Yprésien semble se situer au niveau de la biozone NP 14 (nannoplancton). Le stratotype du Sparnacien, composé d'Argiles à lignite, doit être incorporé au Cuisien (CAVELIER, 1987).

La définition d'une échelle de biozones mammaliennes (MP) permet d'établir des corrélations au niveau européen [l'Untere Unterkohle du Geiseltal, d'où provient *Esthonyx tardus* (FRANZEN et HAUBOLD, 1986), est ainsi situé au niveau MP 11] et régional (GODINOT, 1987).

ANNEXE 2

Définition des caractères et matrice du diagramme des dents supérieures (fig. 6A)

1. Cg. abt., dvpt : étroit et plat ; étroit et renflé ; large et renflé ;
2. Cg. post., dvpt : renflement sup. lingual ; renflement jusqu'à base couronne ;
3. Cg. post., long. : lingual/mtl ; aplomb métl. ; labial/métl. ;
4. Parael. : « globuleux » sur crête ; réduit, interne à crête ; en crête ou absent ;

5. Métl. : net sur crête; réduit, interne à crête; en crête ou absent;
6. Bassin, profondeur : faible; forte;
7. Bassin, émail : lisse; irrégulier;
8. Styles, dvpt. : faible; fort;
9. Ectoflexus : faible ou nul; net à fort;
10. Cg. ext. : absent ou irrégulier; net et régulier;
11. Émail labial : lisse; peu marqué; rides en relief;
12. Émail lingual : lisse; peu marqué; rides en relief;
13. Mur lingual : rectiligne; bombement régulier; fort bombement inférieur;
14. Hypsodontie : moyenne; faible; forte;
15. Orientation des styles : oblique; transverse;

A Py 000001011001000
C Av 11??00????010?
D Av 1110?00????010?
E Av 11201?0????120?
F CB 111221010101211
G CB 2110010??101111
H CB 2110010????11??
I CB 1020011001?2120
J AL 2120011????1111
K Mu 0002?1000111120
L SA 100211000?22120
XX Py 102??1000111120

Définition des caractères et matrice du diagramme des dents inférieures (fig. 6B)

1. Cg. ant. : étroit et court; étendu en longueur;
2. Paracristide : basse; haute;
3. Rapports paracd.-métacd : accolés; séparés;
4. Trigonide : ouvert; fermé ou droit;
5. Taille métacd./protocd. : inférieure; égale ou supérieure;
6. Métastd., dvpt. : faible; fort;
7. Métastd., morphologie : simple; amorce ou dédoublement net;
8. Entocd., forme : crête; cuspide;
9. Hypocld., forme : crête; cuspide;
10. Entocd., position : linguale; postéro-linguale;
11. Bassin, émail : lisse; irrégulier;
12. Émail lingual : lisse; légèrement ridé; fortement marqué;
13. Émail labial : lisse; légèrement ridé; fortement marqué;
14. Hypsodontie : faible; forte;

N Py 00101001110011
O Mu 00101001010011
P Av 11010010?01110
Q Al 0101?000?00110
R CB 10111111112121
S Sz 00111111111121
T SA 10111111111121
U SA ?????110110 1??
U Gr 00001111101121

ANNEXE 3

Mesures et calculs effectués sur les dents supérieures (*tableau du haut*) et sur les dents inférieures (*tableau du bas*) des spécimens français.

dents sup.	position	w (mm)	h (mm)	y (mm)	x (mm)	h/w	y/w	x/w	a
Py 26 Cn	M1	7,7	3,5	3,9	2,9	0,38	0,51	0,37	63
Py 54 L	M3	7,7	3,5	4,4	2,7	0,45	0,57	0,35	53
Mu 31 P	P4	6,6	4,6	5,2	2,4	0,69	0,79	0,37	62
Av 1054 BN	M3	*8*	3,7	4,7	2,9			*0,36*	52
Av 4567	M1	*7,8*	3,6	4,6	2,8			*0,36*	52
Av 5892	M1	*8*	3,8	4,8	2,9			*0,36*	52
AL 5175	M3	10,7	5,1	7,1	4,9	0,48	0,66	0,46	46
CB 1076 L	M2	9,5	6,3	7,2	3,5	0,66	0,76	0,37	61
CB 671	M1	8,7	3,3	4,6	3,2	0,38	0,53	0,37	46
CB 103 P	M3	7	2,5	3,5	2,5	0,36	0,5	0,36	46
SA 718 L	P4	8	5,2	5,9	2,8	0,65	0,74	0,35	62
Ma 66 L	M3	10,2	4,3	6,4	4,7	0,42	0,63	0,46	43
Italiques: évalué grâce à la droite de regression									

dents inf.	position	L (mm)	W (mm)	w (mm)	h (mm)	y (mm)	x (mm)	h/w	y/w	x/w	a
Py 1910 L	DP4	6,8	3,9	3,3	3,6	3,9	1,5	1,09	1,02	0,45	67
Mu 197 L	M1	7,2	5,7	5,5	5,7	6,2	2,4	1,03	1,12	0,44	67
Av 4560	M3	9,3	6,4	6,4	5,3	6	2,8	0,83	0,94	0,44	62
AL 5174	M3	7,8	5	5	4,2	4,6	2,2	0,84	0,92	0,44	
AL 17034	P3	7,2	5,8	5,8	8,1	8,9					66
CB 1075 L	M1	8,2	7,5	7,2	6,7	7,5	3,2	0,93	1,03	0,44	65
CB 230	M1	7,5	6	5	4,9	5,4	2,3	0,98	1,08	0,45	65
Sz 165 L	M2	9	7,8	7,8	7,7	8,5	3,6	0,99	1,09	0,46	65
SA 720 L	M2	7,8	6,5	6	6,5	7,1	2,8	1	1,09	0,44	66
Gr 7827	M2	8,6	6,6	6,6	6,6	7,2	2,9	1	1,09	0,44	66
Italiques: evaluation de la mesure en raison d'une trop forte usure pour permettre le calcul											

Planche I

Franchaius luciae

1 — Py 54 L. (A), M^3 droite, vue quasi occlusale. Spécimen-type.

Franchaius minimus

2 — Mu 0031 P. (K), P^4 gauche, vue postéro-occlusale.
3-5 — Mu 197 L. (O), M_1 gauche, Spécimen-type. Vues linguale (3), occlusale (4), antérieure (5).

Franchaius russellonyx

6 — SA 718 L. (L), P^4 droite, vue postéro-occlusale.
7 — CB 1076 L. (I), M^2 droite, vue postéro-occlusale.
8-11 — SA 720 (T), M_2 gauche. Spécimen-type. Vues occlusale (8), antérieure (9), labiale (10), linguale (11).

Les lettres placées entre parenthèses, à la suite de chaque numéro de spécimen, font référence à celles utilisées dans les figures 3, 4, 6 et 7, ainsi que dans les annexes 2 et 3.

Tous les spécimens : × 3.

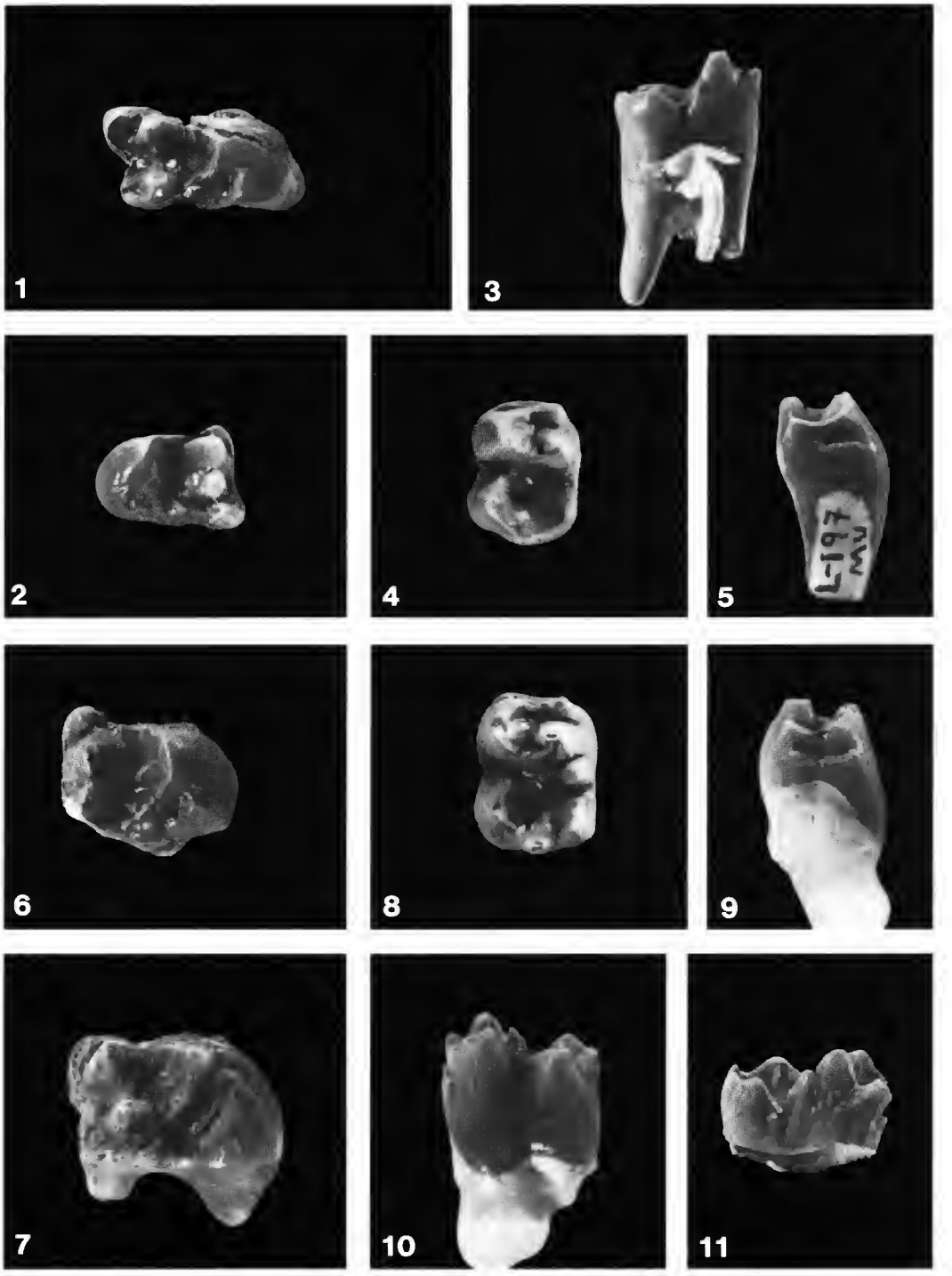


PLANCHE I

PLANCHE II

Plesiesthonyx munieri

12 — CB 103 P. (F), M^3 gauche, vue postéro-occlusale.
13-15 — Al 5174 (Q), M_3 gauche. Spécimen-type. Vues antérieure (13), linguale (14), occlusale (15).

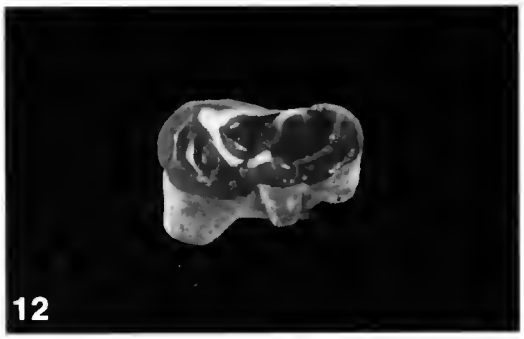
Plesiesthonyx elongatus

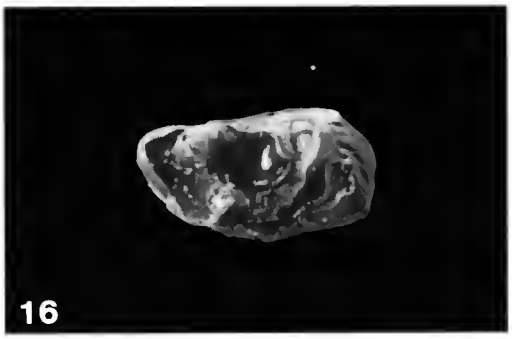
16 — CB 671 (G), M^3 droite, vue postéro-occlusale. Spécimen-type.

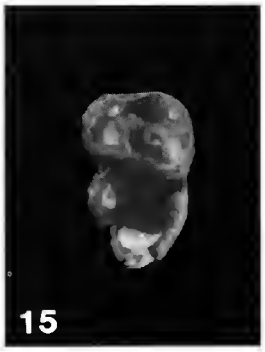
Plesiesthonyx chardini

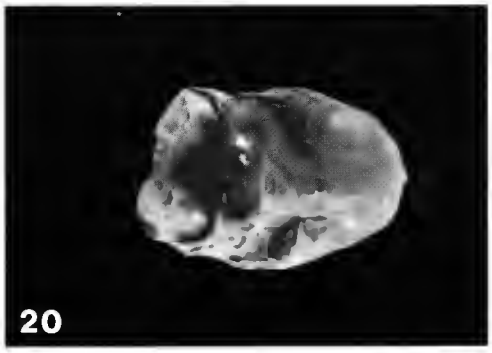
17-19 — Av 4560 (P), M_3 droite, vues antérieure (17), linguale (18), occlusale (19).
20 — AL 5175 (J), M^3 gauche en vue occlusale; face postérieure dirigée vers le bas, à l'inverse des autres dents supérieures. Spécimen-type

Tous les spécimens : × 3.









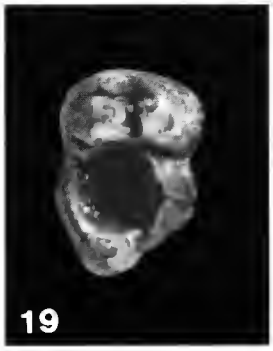


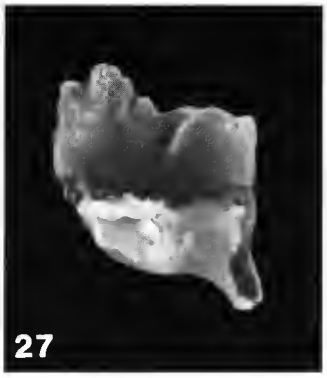
PLANCHE II

PLANCHE III

Franchaius russellonyx

21-22 — MNHN AL 17034 (W), P_3 gauche, vues linguale (21), occlusale (22).
23-26 — CB 1075 L. (R), M_1 gauche, vues linguale (23), occlusale (24), labiale (25), antérieure (26).
27-28 — Sz 165 L. (S). M_2 droite, vues linguale (27), occlusale (28).

Tous les spécimens : × 3.



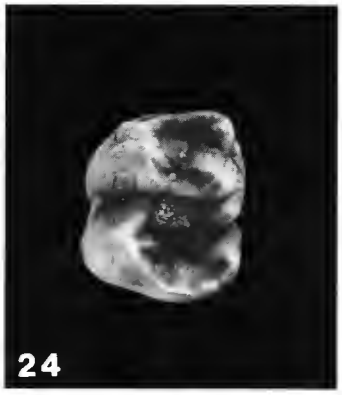


PLANCHE III

Achevé d'imprimer le 26 février 1993.

Le Bulletin du 1er trimestre de l'année 1992 a été diffusé le 24 juillet 1992.

IMPRIMERIE F. PAILLART, B.P. 109, 80103 ABBEVILLE — (D. 8453)
DÉPÔT LÉGAL : 1er TRIMESTRE 1993.

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page). Joindre, si possible, la disquette avec le nom du logiciel utilisé.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — Russell (D. E.) et Zhai Ren-Jie. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53. — Russell (D. E.), Santoro (J. P.) et Sigogneau-Russell (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr.

T. 54. — Véran (M.). — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 1988, 113 p., 38 fig., 6 tabl., 7 pl. phot.

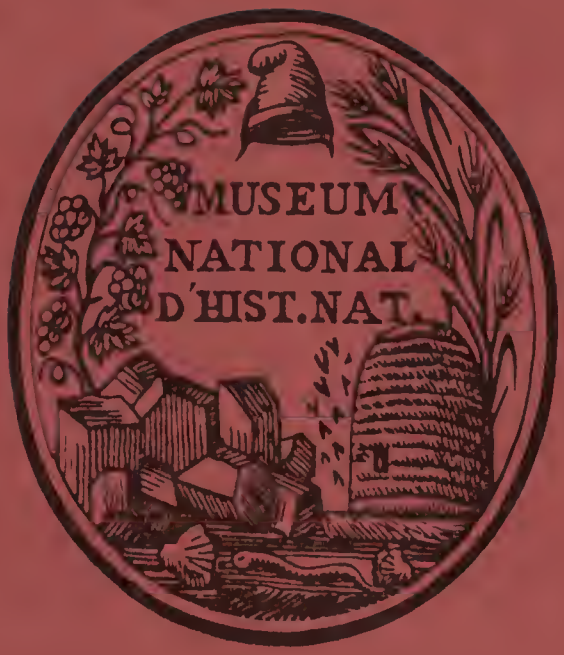
T. 55. — Busson (G.) (Coordonné par). — Évaporites et Hydrocarbures. 1988, 138 p., 50 fig., 5 tabl.

T. 56. — Saint-Martin, J.-P. — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 1990, 366 p., 160 fig., 32 tabl., 10 pl. phot.

Réimpression

T. 10. — Roger (J.). — Buffon. « Les Époques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1ère édit., 1962).

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.